



Análise da formação dos anéis de crescimento anual das árvores ao longo dum ciclo de actividade cambial

Ana Luísa de Oliveira Moreira da Luz

Dissertação para a obtenção do Grau de Mestre em
Engenharia Florestal e dos Recursos Naturais

Orientador: Doutora Sofia Pereira Leal

Co-orientador: Doutora Helena Margarida Nunes Pereira

Júri:

Presidente: Doutora Maria Helena Reis de Noronha Ribeiro de Almeida, Professora Associada do Instituto Superior de Agronomia da Universidade Técnica de Lisboa

Vogais: Doutora Helena Margarida Nunes Pereira, Professora Catedrática do Instituto Superior de Agronomia da Universidade Técnica de Lisboa;

Doutora Maria João Magalhães Gaspar, Professora Auxiliar da Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro;

Doutor Filipe José Valente Campelo;

Doutora Sofia Pereira Leal

Lisboa, 2011

Agradecimentos

Desde o início do processo de elaboração deste trabalho que muitas pessoas entrevistaram, directa ou indirectamente, auxiliando das mais variadas formas. Assim, embora insuficiente face àquilo que merecem, é justo nomeá-las neste espaço para que saibam e sintam o meu maior apreço.

Nomeio em seguida, sem qualquer tipo de hierarquia subjacente, aqueles que voluntariamente dedicaram do seu tempo ou fizeram uso da sua paciência, proporcionando-me os recursos necessários para a elaboração deste trabalho. Sem mais delongas, um grande obrigada a:

Doutora Sofia Leal, pelo humor, tranquilidade, profissionalismo e forma destemida com que encarou a orientação desta tese;

Alexandra Lauw, pelo constante companheirismo, humor, disponibilidade e tenacidade com que acompanhou todo o processo;

Doutora Rita Teixeira, pelos bons conselhos e disponibilidade que demonstrou desde o início para ajudar e contribuir, de todas as formas que lhe foram possíveis, para que esta tese se desenvolvesse de forma mais “leve”;

Prof^a Doutora Helena Pereira, pelo profissionalismo, pertinência e celeridade que sempre revelou nas suas intervenções;

Prof^a Doutora Teresa Quilhó, pela orientação fundamental que me deu dentro do mundo da “Anatomia”, pela disponibilização da sua rica biblioteca técnica e pelo facto de estar sempre disponível para esclarecimentos requeridos;

Prof^a Doutora Fátima Tavares, pelos conselhos bibliográficos e pela forma como pôs a sua biblioteca pessoal ao meu dispor, quando necessário;

Cristiana, que acompanhou os meus primeiros passos no laboratório de Anatomia, e a quem devo toda a perícia que ganhei em cortes anatómicos e colorações ao longo deste ano;

Prof. Doutor Fernando Girão Monteiro, pela classificação dos solos da Tapada, na qual voluntariamente se empenhou;

Prof. Doutor Francisco Abreu, pela amável cedência dos dados climáticos da Tapada;

Victor Luz, meu revisor por excelência;

Maria Olinda Luz, pela eterna paciência e humor;

Inês Mirra, sempre atenta companheira de labuta.

Ainda àqueles cuja simples e tranquila proximidade me proporcionou um ambiente equilibrado de trabalho.

A todos vocês, o meu grandíssimo obrigada!

Resumo

Perante o crescente interesse na influência dos factores ambientais sobre o crescimento das árvores, particularmente sob a actual ameaça de ocorrência de alterações climáticas, foi testado um novo método para o estudo da actividade cambial e da correspondente xilogénese ao longo da estação de crescimento para aplicação em ambiente mediterrânico. Ao contrário dos métodos correntemente utilizados, que extraem amostras do tronco, este método baseia-se na colheita mensal de raminhos da copa, deste modo superando desvantagens associadas a outros métodos de amostragem, ao nível do impacto sobre a árvore, custo associado, simplicidade e aplicabilidade a espécies resinosas e folhosas. O estudo abrange dez espécies resinosas e folhosas. Os raminhos foram observados em secção transversal, recorrendo a técnicas de microtomia, microscopia e análise de imagem, com o objectivo de monitorizar a formação do anel e definir o período de actividade cambial.

Os raminhos revelaram diferenças grandes no crescimento radial, que poderão estar associadas à sua situação particular na árvore (proximidade das folhas, fonte de fotoassimilados) e/ou ao efeito de diferentes microclimas que se criam no seio da copa. O método revelou-se útil no estudo da actividade cambial, apresentando contudo limitações no estudo do desenvolvimento do anel, por dificuldade na comparação entre amostras.

Palavras-chave: câmbio vascular, xilema, mediterrâneo, raminhos, anel de crescimento.

Abstract

The growing awareness concerning the influence of environmental factors on tree's growth, particularly under the threat of climate changes, fostered the design of a new method to study cambial activity and xylogenesis along the growing season, under the influence of Mediterranean climate. Unlike the currently used methods, that extract samples from the stem, this method is based on the collection of twigs from the crown, with the purpose of overcoming the disadvantages associated to other methods, such as the impact on tree, the associated cost, the lack of simplicity and of applicability to softwood and hardwood species.

The study includes ten hardwood and softwood species. After microtome sectioning and staining (safranin and astrablue) techniques, the sections were photographed and analyzed, aiming at monitoring the ring development and defining the period of cambial activity.

The twigs revealed great differences in the radial growth, that might be associated to their particular position in the tree (proximity of leaves, source of photoassimilates) and/or to the effect of the different microclimates created in the crown. The method showed effectiveness in the study of cambial activity, revealing, however, limitations on the study of ring development, due to the impossibility to compare samples.

Key-words: vascular cambium, xylem, Mediterranean, twigs, growth-ring.

Extended Abstract

Dendrochronology, a field that dates and studies the growth-rings of trees, has revealed to be of great importance and value in the study of environmental variations throughout history, especially in the present context of climate changes. In the beginning of the XXth century, when it emerged as an interdisciplinary science, dendrochronology was based only in the interannual variation of the tree rings thickness, as an indicator of the environmental conditions. However, its development has led to the inclusion of other ring variables such as wood density, anatomical and chemical characteristics. More recently there is a tendency to extend the ring analysis to an intra-annual scale, and a considerable number of studies focus on the growth-ring development through the growing season.

Research on the relationship between environmental factors (climate, pedological events, anthropic influences, pollution, etc.) and forest growth has a determinant role on forest management. In fact, within the present context of climate changes, the capacity to anticipate in which manner the forest will be affected under each predicted scenario, is fundamental. Through the study of the relationship between the environment and the development of the xylem tissue along the growing season, it is possible to promote tree's growth, or even direct it towards a pre-defined purpose (ex. wood quality), through the conditioning of the environmental factors. Although the interest in the development of this area is not new, its application as an analysis technique has followed the evolution of image capturing and analysis technology, which is now rapidly developing.

There are several sampling methods, each of them with advantages and disadvantages, all using the stem as a source of tissue. The sampling is done periodically, covering all the growing season. The disadvantages associated to its use are related mostly to the impact on the tree, to the associated cost, to the simplicity of its application and to the applicability in softwood and hardwood species. Most works have been developed with softwood species and under climates in which the growing season lasts only a few months. Under Mediterranean climate, in which the growing season can be extended for several months, requiring a larger number of samples, a method that inflicts the least impact on the tree is to be preferred. The simplicity of its application is also an important factor, in addition to the applicability on softwood and hardwood species, the latter being more difficult to sample because of the hardness and the anatomical complexity of the wood.

This research has the primary objective of testing a sampling method adapted to Mediterranean climates, with the purpose of overcoming some of the disadvantages associated to the currently used methods. The method is based on the monthly collection of twigs.

The following specific objectives were established:

1. Characterization of the development of the xylem in hardwood and softwood species (*Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Cupressus sempervirens*, *Ceratonia siliqua*, *Fraxinus angustifolia*, *Olea europaea*, *Pinus pinea*, *Populus alba*, *Quercus suber* and *Schinus terebinthifolius*), taking into account the following aspects: formation and definition of growth-rings, presence of reaction wood, vessel grouping and presence of intra-annual density fluctuations;
2. Characterization of ring development of the sampling year (2010), taking into account the aspects described above (1). Registration of the period of cambial activity;
3. Identification of the most indicated species for future dendrochronological studies, based on the information gathered along tasks 1 and 2.

The sampling method consisted of collecting each month three year old twigs, from March until December 2010 (three trees per species and three samples per tree, with some exceptions). The twigs were transversally sectioned with a microtome. The sections were double-stained (safranina and *astra blue*) and prepared for microscopic and image analysis.

Almost all of the species formed growth-rings, although not always well defined or annual. In our study *A. alba* and *A. pseudoplatanus* revealed to be the most suitable for dendrochronological studies, with quite clear limits between growth layers.

The presence of irregularities in the wood, such as reaction wood or intra-annual density fluctuations, contributed to the difficulties found in the distinction of the ring “limits”. During the study it became evident that an analysis based on quantitative comparisons between samples was impossible, because of the great variability found among them. The twigs are subjected to a variety of microclimates formed in the crown, which are reflected on the xylem development. Thus, twigs collected from the same tree and at the same time can be quite different. Moreover, twigs collected in sequential months very often did not show temporal coherence on the development of the ring. Also, their position near the leaves confers them priority on the initiation of cambial activity, which results in great sensibility to any minor environmental change, which would not affect the stem or the roots. False rings, development of multiple rings or wood density variations are some of the imprints left on the wood as a result of environmental changes. For those reasons the twigs revealed to be unsuitable for monitoring the development of the growth ring. On the other hand, the method showed effectiveness when the purpose was to observe and analyze the cambial activity.

In any case, twig-based sampling has advantages that are important in the Mediterranean environment, such as a very low impact on the tree development and its applicability to both hardwood and softwood species. The low-cost and simplicity of application are also important

factors. So, regardless of not being able to fulfill effectively all the objectives proposed, there are advantages in maintaining the method, that can only be achieved through its improvement. In order to overcome the obstacles found during this first application, it would be necessary to:

- Favor the homogeneity of samples;
- Increase the periodicity of the sampling (e.g. to a bimonthly sampling design);
- Increase the number of trees sampled and / or the number of samples per tree;
- Take into account the phenological events;
- Select species that have proven to form distinct growth rings.

Índice

AGRADECIMENTOS	II
RESUMO.....	III
ABSTRACT	IV
EXTENDED ABSTRACT.....	V
ÍNDICE	VIII
LISTA DE FIGURAS	X
LISTA DE QUADROS.....	XVII
I. JUSTIFICAÇÃO DA RELEVÂNCIA DO ESTUDO. OBJECTIVOS.	1
II. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	3
1. PLANTAS LENHOSAS E CRESCIMENTO SECUNDÁRIO.....	3
1.1. O CÂMBIO VASCULAR	3
2.1.1. A ZONA CAMBIAL	4
2.2. TECIDOS VASCULARES SECUNDÁRIOS.....	6
2.2.1. ESTRUTURA DO FLOEMA SECUNDÁRIO	6
2.2.2. ESTRUTURA DO XILEMA SECUNDÁRIO	7
2.2.2.1. ELEMENTOS TRAQUEAIS.....	7
2.2.2.2. FIBRAS	8
2.2.2.3. CÉLULAS DO PARÊNQUIMA	8
3. FORMAÇÃO DE LENHO DE REACÇÃO.....	9
4. FORMAÇÃO DE ANÉIS.....	10
4.1. ANÉIS FALSOS	11
5. ESPECIFICIDADES DA ANATOMIA DA MADEIRA DE ESPÉCIES MEDITERRÂNICAS	12
5.1. O CLIMA MEDITERRÂNICO	12
5.2. ADAPTAÇÕES DO XILEMA À SECURA SAZONAL	13
5.3. FORMAÇÃO DE ANÉIS FALSOS EM REGIÕES MEDITERRÂNICAS	14
5.4. ACTIVIDADE CAMBIAL NA REGIÃO MEDITERRÂNICA	14
4. A DENDROECOLOGIA	15
5. MÉTODOS DE AMOSTRAGEM PARA ESTUDO INTRA-ANUAL DA ACTIVIDADE CAMBIAL	16
5.1. UTILIZAÇÃO DE DENDRÓMETROS.....	17
5.2. O MÉTODO DE MARCAÇÃO CAMBIAL (PINNING)	17
5.3. MÉTODOS DE MICROAMOSTRAGEM (MICROSAMPLING)	18
5.3.1. EXTRACÇÃO DE BLOCOS DE MADEIRA (INTACT TISSUE SAMPLING METHOD)	19
5.3.2. EXTRACÇÃO DE MICRO-VERRUMADAS (MICROCORING).....	19
5.3.2.1. PERFURADOR DE INCREMENTO (INCREMENT PUNCHER).....	19
5.3.2.2. TREPHOR.....	20
5.3.2.3. MARTELO DE INCREMENTO (INCREMENT HAMMER)	20
6. APRESENTAÇÃO DO MÉTODO DA RECOLHA MENSAL DE RAMINHOS.....	21
III. MATERIAL E MÉTODOS	23
1. DESCRIÇÃO DO LOCAL DE ESTUDO.....	23
2. DESCRIÇÃO DO MÉTODO.....	24
IV. RESULTADOS	29

1	FORMAÇÃO DE ANÉIS.....	29
2.	LENHO DE REACÇÃO.....	33
2.1.	LENHO DE COMPRESSÃO	33
2.2.	LENHO DE TENSÃO	34
3.	FORMAÇÃO DE ANÉIS FALSOS OU FLUTUAÇÕES INTRA-ANUAIS DE DENSIDADE	35
4.	AGRUPAMENTO DE VASOS	40
5.	FORMAÇÃO DO ANEL DE 2010	43
5.1.	INÍCIO DA ACTIVIDADE CAMBIAL.....	43
5.2.	DESENVOLVIMENTO DO ANEL.....	47
5.3.	FLUTUAÇÕES INTRA-ANUAIS DE DENSIDADE.....	55
5.4.	CESSAÇÃO DA ACTIVIDADE CAMBIAL	55
V.	DISCUSSÃO DOS RESULTADOS	62
1.	FORMAÇÃO DE ANÉIS.....	62
2.	LENHO DE REACÇÃO.....	64
3.	FORMAÇÃO DE ANÉIS FALSOS	66
4.	POROSIDADE E AGRUPAMENTO DE VASOS	69
4.1.	ESPÉCIES COM POROSIDADE EM ANEL E AGRUPAMENTO DE VASOS.....	70
4.2.	ESPÉCIES COM POROSIDADE DIFUSA E AGRUPAMENTO DE VASOS	70
4.3.	AGRUPAMENTO DE VASOS NO PRIMEIRO ANEL DE CRESCIMENTO	71
4.4.	PARTICULARIDADES DOS RAMINHOS	71
5.	DESENVOLVIMENTO DO ANEL DO ANO.....	72
6.	MÉTODO DE AMOSTRAGEM	75
VI.	CONCLUSÕES	79
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	81
	ANEXOS.....	90
	ANEXO I – TIPOS DE CÉLULAS DO FLOEMA SECUNDÁRIO DE UMA DICOTILEDÓNEA	91
	ANEXO II – TIPOS DE CÉLULAS DO XILEMA SECUNDÁRIO	92
	ANEXO III - ESTRUTURA DO XILEMA SECUNDÁRIO DAS FOLHOSAS E DAS RESINOSAS	93
	ANEXO IV - DESCRIÇÃO DAS ESPÉCIES ESTUDADAS	94
	ANEXO V – TABELA RESUMO DAS CARACTERÍSTICAS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS	98

Lista de figuras

FIGURA 1 – SECÇÃO TRANSVERSAL DE UM TRONCO DE ÁRVORE DEMONSTRANDO AS DIFERENTES CAMADAS DE TECIDOS (AS CORES INDICAM OS DIFERENTES TECIDOS). O BORNE É O XILEMA JOVEM, AINDA ACTIVAMENTE ENVOLVIDO NO TRANSPORTE DE ÁGUA; O CERNE CORRESPONDE AO XILEMA ANTIGO QUE JÁ NÃO PARTICIPA ACTIVAMENTE NO TRANSPORTE.	3
FIGURA 2 – POSIÇÃO RELATIVA DO CÂMBIO VASCULAR RELATIVAMENTE AO XILEMA E FLOEMA. ESQUEMA DAS DIVISÕES DAS CÉLULAS CAMBIAIS (PERICLINAIS E ANTICLINAIS). FONTE: HTTP://WWW.PORTALSAOFRANCISCO.COM.BR/ALFA/MERISTEMA/MERISTEMA-3.PHP . 31.10.2011.....	4
FIGURA 3 – ZONA CAMBIAL EXTENSA NO INÍCIO DA ESTAÇÃO (ASSINALADA PELA FORMA RECTA) NA A) <i>QUERCUS SUBER</i> ; B) <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> , C) <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> . BARRAS: 100 µM.	5
FIGURA 4 – ESTRUTURA TRIDIMENSIONAL DA PAREDE CELULAR SECUNDÁRIA DE UM TRAQUEÍDO (CÉLULA DO XILEMA). A PAREDE CELULAR ESTÁ DIVIDIDA EM DIFERENTES CAMADAS, CADA UMA COM UM ARRANJO PARTICULAR DAS MICROFIBRILAS DE CELULOSE, AS QUAIS DETERMINAM AS PROPRIEDADES MECÂNICAS E FÍSICAS DA MADEIRA NAQUELA CÉLULA. AS MICROFIBRILAS PODEM ESTAR ALINHADAS IRREGULARMENTE (COMO NA PAREDE PRIMÁRIA), OU FAZENDO UM ÂNGULO PARTICULAR COM O EIXO DA CÉLULA (COMO NAS CAMADAS S1, S2 E S3). A LAMELA MÉDIA ASSEGURA A ADESÃO ENTRE AS CÉLULAS. FONTE: PLOMION ET AL. (2001).	10
FIGURA 5 – TRANSIÇÃO ENTRE ANÉIS NAS RESINOSAS. A) ANÉIS CONSPÍCUOS, TRANSIÇÃO ABRUPTA DO LENHO DE INÍCIO PARA O LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO, NA <i>ABIES ALBA</i> ; B) DISTINÇÃO DE ANÉIS IMPERCEPTÍVEL NA <i>PINUS PINEA</i> ; C) DISTINÇÃO TÊNUE ENTRE ANÉIS NA <i>CUPRESSUS SEMPERVIREN</i> . BARRAS: 300 µM (A); 500 µM (B, C).....	11
FIGURA 6 – TRANSIÇÃO ENTRE ANÉIS NAS FOLHOSAS. A) ANÉIS BEM DISTINTOS, COM TRANSIÇÃO ABRUPTA DE LENHO DE INÍCIO PARA O LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO NA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> ; B) A PRESENÇA DE VASOS DE MAIORES DIMENSÕES NO INÍCIO DA ESTAÇÃO AJUDA A DISTINGUIR OS ANÉIS NA <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> (BARRA:); C) A DISPOSIÇÃO DOS VASOS AO LONGO DO ANEL TORNA DIFÍCIL A SUA DISTINÇÃO NA <i>POPULUS ALBA</i> ; D) DISTINÇÃO ENTRE ANÉIS MUITO TÊNUE NA <i>OLEA EUROPAEA</i> . BARRAS: 500 µM (A); 300 µM (B); 200 µM (F, G).....	11
FIGURA 7 – PRESENÇA DE ANÉIS FALSOS (ASSINALADOS PELAS SETAS) NA A) <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> (BARRA: 300 µM); B) <i>POPULUS ALBA</i> (BARRA: 500 µM); C) <i>ABIES ALBA</i> (BARRA: 300 µM); D) ANEL DESCONTÍNUO NA <i>POPULUS ALBA</i> (BARRA: 300 µM).	12
FIGURA 8 – EXEMPLO DE UM DENDRÓMETRO DE BANDA. FONTE: HTTP://WWW.ICTINTERNATIONAL.COM.AU/DR26.HTM . 28.10.2011.....	17
FIGURA 9 – A) MICROVERRUMADA; B) AGULHAS CIRÚRGICAS ÓSSEAS E VARA DE DESOBSTRUÇÃO (CLR); C) AGULHA DE TRAPSYSTEM E VARAS DE DESOBSTRUÇÃO (CLR); D) PERFURADOR DE INCREMENTO, VARA DE DESOBSTRUÇÃO (CLR), TUBO DO PERFURADOR (PNT), INSTRUMENTO DE ORIENTAÇÃO (GDT), PAINEL (PNL); E) MARTELO DE INCREMENTO E VARA DE DESOBSTRUÇÃO (CLR); F) TREPHOR. FONTE: (ROSSI, ET AL., 2006).....	20
FIGURA 10 – PROCESSO DE CORTE DOS RAMINHOS E DE PREPARAÇÃO DE LÂMINAS PARA OBSERVAÇÃO MICROSCÓPICA. A) MICRÓTOMO; B) MICRÓTOMO COM A AMOSTRA INSERIDA PRONTA PARA CORTE; C) COLORAÇÃO DAS AMOSTRAS; D) COLORAÇÃO DAS AMOSTRAS, LÂMINA COM AMOSTRA EMBEBIDA NO CORANTE; E) LÂMINAS PRONTAS PARA OBSERVAÇÃO DEVIDAMENTE IDENTIFICADAS; E) PORTA LÂMINAS.....	26
FIGURA 11 - EQUIPAMENTO DE ANÁLISE MICROSCÓPICA DE IMAGEM.	26
FIGURA 12 – EFEITO DA UTILIZAÇÃO DE LUZ POLARIZADA NUMA AMOSTRA DE <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> , RECOLHIDA EM ABRIL. A) AMOSTRA SOB LUZ “NORMAL”; B) SOB LUZ POLARIZADA. A ZONA NÃO EVIDENCIADA PELA LUZ CORRESPONDE ÀS CÉLULAS EM QUE A FORMAÇÃO DA PAREDE SECUNDÁRIA (COM MICROFIBRILAS ORDENADAS) AINDA NÃO INICIOU.	27
FIGURA 13 – ANÉIS E FORMAÇÃO DE ANÉIS DE COMPRESSÃO NA <i>ABIES ALBA</i> (SETAS). A) AMOSTRA RECOLHIDA EM JULHO, A MEIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. B) AMOSTRA RECOLHIDA EM AGOSTO, MAIS PRÓXIMO DO FIM DE ESTAÇÃO (BARRAS: 500 µM). .	30
FIGURA 14 – DISTRIBUIÇÃO DOS POROS NO XILEMA SECUNDÁRIO DA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> A) POROSIDADE APARENTAMENTE SEMI-DIFUSA, AMOSTRA RECOLHIDA EM AGOSTO (BARRA: 300 µM). B) POROSIDADE DIFUSA, AMOSTRA RECOLHIDA EM MARÇO (BARRA: 500 µM)	30
FIGURA 15 – LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO POUCO NÍTIDA, VASOS GRANDES NO INÍCIO DA ESTAÇÃO QUE MARCAM O LIMITE ENTRE ANÉIS NA <i>CERATONIA SILIQUA</i> . A) AMOSTRA RECOLHIDA EM OUTUBRO (BARRA: 500 µM); B) AMOSTRA RECOLHIDA EM JULHO (BARRA: 300 µM).	30

FIGURA 16- ANÉIS DE CRESCIMENTO NA <i>QUERCUS SUBER</i> . A) VASOS DE MAIOR DIÂMETRO NO INÍCIO DA ESTAÇÃO FACILITAM A IDENTIFICAÇÃO DOS LIMITES DOS ANÉIS NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM JULHO, A MEIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRA: 300 μ M); B) PORMENOR DO LIMITE ENTRE ANÉIS, CAMADA DE LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO REDUZIDA NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM DEZEMBRO, NO FIM DA ESTAÇÃO (BARRA: 200 μ M).	31
FIGURA 17 – POROSIDADE NA <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> : A) AMOSTRA RECOLHIDA EM MAIO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO COM POROSIDADE DIFUSA. B) APARENTE POROSIDADE EM ANEL NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM JULHO, MAIS PRÓXIMO DO FIM DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO; C) FORMAÇÃO ASSIMÉTRICA DE ANÉIS NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM AGOSTO; D) ACTIVIDADE CAMBIAL DIFERENTE AO LONGO DO PERÍMETRO NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM DEZEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. BARRAS: 500 μ M.	31
FIGURA 18 – FORMAÇÃO DE LENHO DE REACÇÃO NA <i>P. PINEA</i> E <i>C. SEMPERVIRENS</i> (SETAS). A) LENHO DE COMPRESSÃO NA <i>C. SEMPERVIRENS</i> NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM DEZEMBRO, FINAL DA ESTAÇÃO; B) AMOSTRA DA <i>P. PINEA</i> RECOLHIDA EM JUNHO, A MEIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. O LENHO DE COMPRESSÃO DIFICULTA A DISTINÇÃO DOS ANÉIS; C) AMOSTRA DA <i>P. PINEA</i> RECOLHIDA EM NOVEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. ANÉIS POUCO DISTINTOS NAS ZONAS SEM LENHO DE COMPRESSÃO. BARRAS: 500 μ M.	32
FIGURA 19 – FORMAÇÃO DE ANÉIS NA <i>POPULUS ALBA</i> E NA <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> . A) LIMITE ENTRE ANÉIS NA <i>POPULUS ALBA</i> (BARRA: 200 μ M); B) FORMAÇÃO ASSIMÉTRICA DE ANEL (SETA BRANCA) E DIFICULDADE DE DEFINIÇÃO DE ANÉIS (SETA PRETA) (BARRA: 300 μ M). AMOSTRAS RECOLHIDAS EM AGOSTO, PRÓXIMO DO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. C) DISTINÇÃO DE ANÉIS NA <i>S. TEREBINTHIFOLIUS</i> DIFICULTADA PELA PRESENÇA DE INÚMEROS VASOS NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM AGOSTO, PRÓXIMO DO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRA: 500 μ M); D) PORMENOR DO LIMITE ENTRE ANÉIS NA MESMA AMOSTRA (SETAS. BARRA: 200 μ M).	32
FIGURA 20 – ANÉIS DE CRESCIMENTO NA <i>OLEA EUROPAEA</i> A) PRESENÇA DE UMA GRANDE DENSIDADE DE VASOS, QUE LEVA A UMA MAIOR DIFICULDADE NA DEFINIÇÃO DOS ANÉIS (BARRA: 200 μ M); B) DENSIDADE DE VASOS MENOR QUE LEVA A UMA MELHOR DEFINIÇÃO DOS ANÉIS (BARRA: 200 μ M). AMOSTRAS RECOLHIDAS DE DIFERENTES ÁRVORES EM MAIO, INÍCIO DA ESTAÇÃO. ..	33
FIGURA 21 - ASPECTO DAS CÉLULAS DO LENHO DE COMPRESSÃO. A) <i>ABIES ALBA</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM MAIO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRA: 100 μ M); B) <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM MARÇO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO (BARRA: 100 μ M); C) <i>PINUS PINEA</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM JUNHO, A MEIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRA: 300 μ M).	33
FIGURA 22 - EXEMPLOS DE AMOSTRAS EM QUE O LENHO DE COMPRESSÃO SURGE COMO REACÇÃO LOCALIZADA (A, B) OU SE DESENVOLVE EM VÁRIOS LADOS DO RAMINHO (B, C). AS SETAS ASSINALAM O LENHO DE COMPRESSÃO. A) <i>ABIES ALBA</i> ; B) <i>PINUS PINEA</i> (BARRAS: 500 μ M). RAMINHOS RECOLHIDOS DA MESMA ÁRVORE EM MAIO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO; C) AMOSTRA DA <i>PINUS PINEA</i> RECOLHIDA EM DEZEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO; D) AMOSTRA DA <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> RECOLHIDA EM OUTUBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO (BARRAS: 500 μ M).	34
FIGURA 23 – A) FORMAÇÃO DESCONTÍNUA DO ÚLTIMO ANEL NUMA AMOSTRA DA <i>ABIES ALBA</i> . PRESENÇA DE FIADAS DE CÉLULAS DE INÍCIO DE ESTAÇÃO NO LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO; B) ANEL DE COMPRESSÃO NUMA AMOSTRA DA <i>ABIES ALBA</i> RECOLHIDA EM NOVEMBRO; C) FORMAÇÃO DE “ANEL DE COMPRESSÃO” (SETA) ASSIMETRICAMENTE NO PERÍMETRO DO RAMINHO RECOLHIDO EM DEZEMBRO DA ESPÉCIE <i>PINUS PINEA</i> . BARRAS: 500 μ M (A); 300 μ M (B); 500 μ M (C).	34
FIGURA 24- FORMAÇÃO DE LENHO DE REACÇÃO NA <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> , <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> E <i>POPULUS ALBA</i> . A, B, C) LENHO DE TENSÃO TRADUZIDO NA PRESENÇA DE FIBRAS GELATINOSAS - ZONAS AZULADAS. D, E, F)) PORMENOR DAS FIBRAS GELATINOSAS NUM RAMINHO RECOLHIDO EM MAIO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO (BARRA: 100 μ M) . BARRAS: 300 μ M (A); 500 μ M (B) E 100 μ M (C, D, E, F).	34
FIGURA 25 - PRESENÇA DE FIBRAS GELATINOSAS (CORADAS DE AZUL) E DE FIBRAS LIBERIFORMES LENHIFICADAS (COLORAÇÃO VERMELHA MAIS ESCURA) NA <i>C. SILIQUA</i> (AMOSTRA DE NOVEMBRO, BARRA: 100 μ M).	35
FIGURA 26 - LENHO DE TENSÃO FORMADO UNILATERALMENTE (A, B, C) E EM MAIS DO QUE UMA ZONA DA SECÇÃO DO RAMINHO (D, E, F). A, D) <i>POPULUS ALBA</i> ; B, E) <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> , C, F) <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> . AS SETAS ASSINALAM O LENHO DE TENSÃO. BARRAS: 500 μ M.	35
FIGURA 27 – OCORRÊNCIA DE FIBRAS LIBERIFORMES (SETAS) NA: A) <i>QUERCUS SUBER</i> ; B) <i>OLEA EUROPAEA</i> ; C) <i>CERATONIA SILIQUA</i> . PORMENOR DAS FIBRAS LIBERIFORMES, DESTACA-SE A ESPESSURA DAS PAREDES: D) <i>Q. SUBER</i> ; E) <i>O. EUROPAEA</i> ; F) <i>C. SILIQUA</i> . BARRAS: 500 μ M (A, B); 200 μ M (C); 100 μ M (D, E, F)).	35

FIGURA 28 – PRESENÇA DE ANEL FALSO NA <i>ABIES ALBA</i> . A) DIFICULDADE DE DEFINIÇÃO DE ANÉIS NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM DEZEMBRO (BARRA: 500 μ M). B) PORMENOR DA MESMA AMOSTRA, SENDO VISÍVEL UM ANEL FALSO (SETAS), DECORRENTE DA PRESENÇA DE CÉLULAS DE FIM DE ESTAÇÃO NO LENHO DE INÍCIO DE ESTAÇÃO (BARRA: 300 μ M).	36
FIGURA 29 – DESCONTINUIDADES NA FORMAÇÃO DO LENHO NA <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> . A) FORMAÇÃO DESCONTÍNUA DE ANÉIS NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM JUNHO (A SETA ASSINALA O INÍCIO DO ANEL QUE CORRESPONDE AO PENÚLTIMO ANEL), O LENHO DE COMPRESSÃO DIFICULTA A DISTINÇÃO DOS ANÉIS; B) PRESENÇA DE CÉLULAS DE FIM DE ESTAÇÃO NO LENHO DE INÍCIO DE ESTAÇÃO – ANEL FALSO – (SETAS) NUMA AMOSTRA DA RECOLHIDA EM NOVEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO (BARRA: 200 μ M).	36
FIGURA 30 - PRESENÇA DE CÉLULAS DE FIM DE ESTAÇÃO NO LENHO DE INÍCIO DE ESTAÇÃO (SETAS) DE DUAS AMOSTRAS DA <i>PINUS PINEA</i> UMA RECOLHIDA EM ABRIL, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO (A), E A OUTRA EM NOVEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO (B) (BARRAS: 500 μ M)	36
FIGURA 31 - FLUTUAÇÕES INTRA-ANUAIS DE DENSIDADE, COM PRESENÇA DE CÉLULAS DE FIM DE ESTAÇÃO NO LENHO DE INÍCIO DE ESTAÇÃO, EM DUAS AMOSTRAS DA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> , UMA RECOLHIDA EM DEZEMBRO NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (A) (BARRA: 300 μ M), E OUTRA EM MARÇO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (B) (BARRA: 500 μ M) .	37
FIGURA 32 – A) PORMENOR DE ZONA DE FLUTUAÇÃO INTRA-ANUAL DE DENSIDADE DO XILEMA SECUNDÁRIO (SETAS) DA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> , NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM MAIO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRA). B, C, D) DIFERENÇAS NA FORMAÇÃO DO ANEL DE CRESCIMENTO ENTRE AMOSTRAS DA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> . B) ANEL EM INÍCIO DE FORMAÇÃO NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM OUTUBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO; C, D) RAMINHOS RECOLHIDOS DA MESMA ÁRVORE E EM SIMULTÂNEO (AGOSTO, PRÓXIMO DO FIM DA ESTAÇÃO), APRESENTANDO DIFERENTES ESTÁDIOS DE FORMAÇÃO DO ANEL DO ANO. BARRAS: 100 μ M (A); 300 μ M (B, C) E 500 μ M (D).....	37
FIGURA 33 - RAMINHOS DA MESMA ÁRVORE, RECOLHIDOS SIMULTANEAMENTE EM JULHO, A MEIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO, APRESENTANDO DIFERENTES ESTÁDIOS DE FORMAÇÃO DO ANEL NA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> (BARRAS: 500 μ M).....	37
FIGURA 34 - FLUTUAÇÕES INTRA-ANUAIS DE DENSIDADE EM AMOSTRAS DA <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> RECOLHIDAS EM MAIO. AS BARRAS ASSINALAM O FINAL DE CADA ANEL, VERIFICANDO-SE ASSIMETRIA DE ANÉIS DEVIDO A FLUTUAÇÕES DE DENSIDADE. EM B) A BARRA PRETA CORRESPONDE AO ANEL FALSO. AS SETAS ASSINALAM O INÍCIO DA FORMAÇÃO DE UM NOVO ANEL. BARRAS: 500 μ M.	38
FIGURA 35 - ASSIMETRIA E DESCONTINUIDADE DE ANÉIS EM AMOSTRA DA <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> RECOLHIDAS EM MARÇO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRAS: 500 μ M).	38
FIGURA 36 – FORMA DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO E SUA RELAÇÃO COM A CONFORMAÇÃO DA MEDULA E DO RAMINHO. A) ANÉIS CONTÍNUOS E SIMÉTRICOS NUM RAMINHO DE FORMA MAIS ARREDONDADA DA <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> RECOLHIDO EM OUTUBRO. B) ASSIMETRIA E DESCONTINUIDADE DE ANÉIS NA <i>OLEA EUROPAEA</i> DEVIDO À CONFORMAÇÃO DO RAMINHO E DA MEDULA, NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM NOVEMBRO (BARRAS: 500 μ M).	38
FIGURA 37 - FLUTUAÇÕES INTRA-ANUAIS DE DENSIDADE (SETAS), TRADUZIDAS NA OCORRÊNCIA DE CÉLULAS DE FIM DE ESTAÇÃO NO LENHO DE INÍCIO, FORMANDO UM ANEL FALSO, EM DUAS AMOSTRAS DA <i>OLEA EUROPAEA</i> . A) AMOSTRA RECOLHIDA EM ABRIL, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO; B) RECOLHIDA EM DEZEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (DIREITA). A SETA DE PONTA CHEIA EM B) ASSINALA O INÍCIO DA FORMAÇÃO DE UM ANEL (EM DEZEMBRO). BARRAS: 500 μ M.	39
FIGURA 38 – A, B) FLUTUAÇÕES INTRA-ANUAIS DE DENSIDADE DE DUAS AMOSTRAS DE DIFERENTES ÁRVORES DA <i>POPULUS ALBA</i> (SETAS) RECOLHIDAS EM MARÇO , NO INÍCIO DA ESTAÇÃO (BARRAS: 500 μ M); C) DESENVOLVIMENTO DESCONTÍNUO DO ANEL (SETAS) NUMA AMOSTRA DA <i>POPULUS ALBA</i> RECOLHIDA EM NOVEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRA: 500 μ M); D) PORMENOR DA MESMA AMOSTRA (BARRA: 300 μ M). A SETA ASSINALA O PONTO EM QUE INICIA O ANEL DESCONTÍNUO.	39
FIGURA 39 – FLUTUAÇÕES DE DENSIDADE INTRA-ANUAIS E FORMAÇÃO DE ANEL DESCONTÍNUO NA <i>QUERCUS SUBER</i> . A) ANEL FALSO (SETAS) NUMA AMOSTRA DE MARÇO, INÍCIO DA ESTAÇÃO; B) DESENVOLVIMENTO DESCONTÍNUO DO ANEL NUMA AMOSTRA DE OUTRA ÁRVORE, RECOLHIDA EM MARÇO. BARRAS: 500 μ M.	39
FIGURA 40 - DUAS AMOSTRAS DE <i>QUERCUS SUBER</i> RETIRADAS DA MESMA ÁRVORE EM SIMULTÂNEO NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (DEZEMBRO) EM QUE A PRESENÇA DE ANEL FALSO OCORRE APENAS EM A) (SETAS). BARRAS: 200 μ M.....	40
FIGURA 41 - TRÊS AMOSTRAS DA MESMA ÁRVORE DA <i>QUERCUS SUBER</i> , RECOLHIDAS EM OUTUBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. A PRESENÇA DE ANÉIS FALSOS EM DUAS (B, C) TORNA MUITO DIFERENTE O DESENVOLVIMENTO APARENTE DO ÚLTIMO ANEL. AS BARRAS REPRESENTAM O LIMITE DOS ANÉIS. BARRAS DE ESCALA: 500 μ M (A), 500 μ M (B) E 300 μ M (C). .	40
FIGURA 42 - PRESENÇA DE FLUTUAÇÃO DE DENSIDADE INTRA-ANUAL NUMA AMOSTRA DA <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> RECOLHIDA EM OUTUBRO (BARRA: 300 μ M)	40

FIGURA 43 – AGRUPAMENTO DE VASOS NA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> . A) VASOS AGRUPADOS DISPOSTOS EM FIADAS RADIAIS E TAMBÉM EM CACHO (ASSINALADOS NA ELIPSE), NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM MAIO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO. B) PRESENÇA DE VASOS AGRUPADOS NO SENTIDO TANGENCIAL (EM DESTAQUE) NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM NOVEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO. BARRAS: 300 µM.	41
FIGURA 44 - AGRUPAMENTOS DE DOIS A TRÊS VASOS EM DUAS AMOSTRAS DA <i>CERATONIA SILIQUA</i> RECOLHIDAS DA MESMA ÁRVORE EM AGOSTO, PRÓXIMO DO FIM DA ESTAÇÃO. ESPÉCIE COM VASOS GRANDES E DE CONTO RNO CIRCULAR. BARRAS: 500 µM (A) E 300 µM (B).	41
FIGURA 45 – FIADAS RADIAIS COM ATÉ CERCA DE SEIS VASOS (A, B), PEQUENOS AGLOMERADOS DE VASOS EM CACHO (A), E VASOS ISOLADOS, DISPOSTOS TANGENCIALMENTE FORMANDO UMA LINHA QUASE CONTÍNUA (C), EM AMOSTRAS DE DIFERENTES ÁRVORES DA <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> , RECOLHIDAS EM NOVEMBRO (A, B), NO FINAL DA ESTAÇÃO E EM JUNHO, A MEIO DA ESTAÇÃO. BARRAS: 200 µM (A), 300 µM (B) E 500 µM (C).	41
FIGURA 46 – FIADAS RADIAIS DE VASOS NA <i>OLEA EUROPAEA</i> . A) AMOSTRA RECOLHIDA EM ABRIL, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO (BARRA: 500 µM); B) AMOSTRA RECOLHIDA EM OUTUBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO APRESENTANDO AGRUPAMENTOS RADIAIS DE DOIS A DEZ VASOS. NO FIM DA ÚLTIMA CAMADA DE CRESCIMENTO OBSERVA-SE MAIOR FREQUÊNCIA DE VASOS, ISOLADOS E EM FIADAS RADIAIS COM MENOR NÚMERO DE VASOS (BARRA: 300 µM).	42
FIGURA 47 - DIFERENÇAS ENTRE A DENSIDADE DE VASOS NO XILEMA DE DIFERENTES AMOSTRAS DE <i>OLEA EUROPAEA</i> . A) AMOSTRA RECOLHIDA EM DEZEMBRO (BARRA: 500 µM) COM REDUZIDA DENSIDADE DE VASOS; B) AMOSTRA RECOLHIDA EM ABRIL (BARRA: 500 µM) COM GRANDE DENSIDADE DE VASOS; C) DIFERENÇAS NA DENSIDADE DE VASOS NOS DIFERENTES ANÉIS DE CRESCIMENTO DE UMA AMOSTRA RECOLHIDA EM OUTUBRO, HAVENDO UM AUMENTO DO NÚMERO DE VASOS POR ÁREA NO SENTIDO MEDULA-CASCA (BARRA: 500 µM).	42
FIGURA 48 – A) AGRUPAMENTOS DE VASOS NUMA AMOSTRA DA <i>POPULUS ALBA</i> RECOLHIDA EM JUNHO, A MEIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRA: 500 µM). EM B) OBSERVA-SE UMA AMPLIAÇÃO DA ZONA ASSINALADA PELO RECTÂNGULO EM A); C) PORMENOR DE AGRUPAMENTOS DE VASOS NA <i>P. ALBA</i> , NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM ABRIL, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (BARRA: 100 µM).	42
FIGURA 49 – DISPOSIÇÃO DOS POROS E AGRUPAMENTO DE VASOS NA: (A, B) <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> , VERIFICAM-SE FIADAS RADIAIS E CACHOS (AMOSTRAS RECOLHIDAS EM JUNHO, A MEIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO E EM NOVEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO); C) <i>Q. SUBER</i> , NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM OUTUBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO BARRAS: 500 µM (A, B) E 300 µM (C).	43
FIGURA 50 - PRESENÇA DE FIADAS RADIAIS NA PRIMEIRA FASE DE CRESCIMENTO SECUNDÁRIO EM TODAS AS ESPÉCIES ESTUDADAS, EXCEPTO NA <i>QUERCUS SUBER</i> . A) <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM JUNHO, BARRA: 500 µM; B) <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM MARÇO, 500 µM; C) <i>CERATONIA SILIQUA</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM JULHO, 500 µM. D) <i>OLEA EUROPAEA</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM NOVEMBRO, 500 µM; E) <i>POPULUS ALBA</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM JULHO, BARRA: 300 µM; F) <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> , AMOSTRA RECOLHIDA EM AGOSTO, BARRA: 500 µM.	43
FIGURA 51 - ASPECTO DO CÂMBIO EM AMOSTRAS DE TRÊS ESPÉCIES DE RESINOSAS RECOLHIDAS EM MARÇO, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. A) <i>ABIES ALBA</i> (BARRA: 100 µM), B) <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> (BARRA: 100µM) E C) <i>PINUS PINEA</i> (BARRA: 200 µM).	44
FIGURA 52 - ZONA CAMBIAL EM RAMINHOS DAS MESMAS ÁRVORES REPRESENTADAS NA FIGURA 52, RECOLHIDOS EM ABRIL, NO INÍCIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. VERIFICA-SE JÁ UMA CAMADA CAMBIAL DILATADA (ASSINALADAS PELAS BARRAS) E ALGUMAS ZONAS DE DIVISÃO CELULAR (ELIPSES). A) <i>ABIES ALBA</i> 2 1-3, B) <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> E C) <i>PINUS PINEA</i> (BARRAS: 100 µM).	44
FIGURA 53 - INÍCIO DA ACTIVIDADE MERISTEMÁTICA NA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> . A) INÍCIO DE ACTIVIDADE EXPRESSA NA PRESENÇA DE UM ANEL INICIADO NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM MARÇO (BARRA: 500 µM; B) ACTIVIDADE CAMBIAL NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM ABRIL (BARRA: 100 µM). A ZONA AZULADA CORRESPONDE A CÉLULAS RECÉM-FORMADAS, DERIVADAS DO CÂMBIO VASCULAR, C) A MESMA IMAGEM (B) SOB LUZ POLARIZADA, DESTACANDO-SE A ZONA DE CÉLULAS DERIVADAS DO CÂMBIO AINDA SEM PAREDE SECUNDÁRIA – ZONA MAIS ESCURA ASSINALADA PELAS SETAS (100 µM).	45
FIGURA 54 - AMOSTRAS RECOLHIDAS EM ABRIL DA MESMA ÁRVORE DA <i>CERATONIA SILIQUA</i> , AMBAS COM SINAIS DE ACTIVIDADE CAMBIAL. A) ZONA CAMBIAL JÁ EXTENSA E AS CÉLULAS DILATADAS. B) CAMADA EXTENSA DE CÉLULAS DERIVADAS DO CÂMBIO. BARRAS: 100 µM.	45

FIGURA 55 – CAMADA DE CÉLULAS NÃO LENHIFICADAS NA ZONA CAMBIAL, QUE PODERÁ ESTAR RELACIONADA COM DIVISÕES CELULARES NA ZONA MERISTEMÁTICA DA <i>CERATONIA SILIQUA</i> (BARRA: 100 µM). AMOSTRA DE MARÇO OBSERVADA SOB A) LUZ NORMAL, B) LUZ POLARIZADA.	45
FIGURA 56 – ZONA CAMBIAL DE TRÊS AMOSTRAS DE ÁRVORES DIFERENTES DA <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> , RECOLHIDAS EM MARÇO. A PRESENÇA DE CÉLULAS AINDA NÃO LENHIFICADAS NUMA ZONA CAMBIAL EXTENSA, SÃO SINAIS DE ACTIVIDADE MERISTEMÁTICA. BARRAS: 100 µM.	46
FIGURA 57 – AMOSTRAS RECOLHIDAS EM MARÇO DE TRÊS ÁRVORES DIFERENTES DA <i>POPULUS ALBA</i> COM SINAIS DE ACTIVIDADE MERISTEMÁTICA (BARRAS: 100 µM). AS SETAS ASSINALAM NOVOS VASOS, COM PAREDE CELULAR AINDA NÃO LENHIFICADA. .	46
FIGURA 58 – ZONA CAMBIAL EXTENSA DEVIDO À DIVISÃO DAS CÉLULAS CAMBIAIS NUMA AMOSTRA DA <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> RECOLHIDA EM MARÇO (BARRAS: 100 µM). A SETA ASSINALA NOVOS VASOS, COM PAREDE CELULAR AINDA NÃO LENHIFICADA.	46
FIGURA 59 – SEQUÊNCIA TEMPORAL DE RAMINHOS RETIRADOS DA MESMA ÁRVORE DA <i>QUERCUS SUBER</i> EM TRÊS MESES SEGUIDOS (A) MARÇO, B) ABRIL E C) MAIO). É VISÍVEL O CRESCENTE GRAU DE ACTIVIDADE CAMBIAL AO LONGO DO TEMPO, DESDE A APARENTE INACTIVIDADE EM MARÇO, ATÉ À EXTENSA CAMADA DE CÉLULAS EM PROCESSO DE MATURAÇÃO PRODUZIDAS PELO CÂMBIO VASCULAR, VISÍVEL EM C). (BARRAS: 100 µM).	47
FIGURA 60 – AMOSTRAS DA <i>OLEA EUROPAEA</i> DE TRÊS ÁRVORES DIFERENTES RECOLHIDAS EM MARÇO (BARRAS: 100 µM). A, B) A ZONA CAMBIAL ENCONTRA-SE AINDA ESTREITA E AS CÉLULAS NÃO SOFRERAM A DILATAÇÃO QUE PRECEDE A DIVISÃO CELULAR. APENAS EM C) SE VERIFICA JÁ A DILATAÇÃO DAS CÉLULAS, CÉLULAS PRECURSORAS DE VASOS E UMA MAIOR EXTENSÃO DA ZONA CAMBIAL ORIGINADA PELA DIVISÃO DAS CÉLULAS CAMBIAIS.	47
FIGURA 61 – AMOSTRAS DE TRÊS ÁRVORES DIFERENTES DA <i>OLEA EUROPAEA</i> RECOLHIDAS EM ABRIL. ACTIVIDADE MERISTEMÁTICA: DIVISÃO CELULAR E PRESENÇA DE CÉLULAS PRECURSORAS DE ELEMENTOS CONDUTORES (BARRAS: 100 µM).	47
FIGURA 62 – DIFERENÇAS NAS DIMENSÕES DOS RAMINHOS, LEVANDO A QUE ANÉIS MAIS “JOVENS” SEJAM MAIORES RELATIVAMENTE A ANÉIS MAIS “VELHOS”. <i>ABIES ALBA</i> , AMOSTRAS RECOLHIDAS EM A) JUNHO; B) JULHO (BARRAS: 300 µM). <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> , AMOSTRAS RECOLHIDAS EM C) JUNHO; D) AGOSTO (BARRAS: 500 µM). <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> , AMOSTRAS RECOLHIDAS EM E) JUNHO; F) AGOSTO (BARRAS: 500 µM).	48
FIGURA 63 – ESTADO DE DESENVOLVIMENTO DO ANEL DE CRESCIMENTO E ASPECTO DA ZONA CAMBIAL EM RAMINHOS DIFERENTES DA <i>ABIES ALBA</i> . A) ANEL DO ANO EM JUNHO (BARRA: 300 µM), B) ASPECTO DO CÂMBIO NUMA AMOSTRA DA MESMA ÁRVORE RECOLHIDA IGUALMENTE EM JUNHO (BARRA: 100 µM), C) ANEL NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM JUNHO DE OUTRA ÁRVORE (300 µM), D) ASPECTO DO CÂMBIO NUMA AMOSTRA DA MESMA ÁRVORE, RECOLHIDA IGUALMENTE EM JUNHO (BARRA: 100 µM).	48
FIGURA 64 – ANEL DO ANO DAS TRÊS AMOSTRAS DE CADA ÁRVORE AMOSTRADA DE <i>ABIES ALBA</i> , RECOLHIDAS EM JULHO. A, B, C, D) ÁRVORE 1; E, F, G, H) ÁRVORE 2. RESSALTA A VARIABILIDADE DE RESPOSTAS DE DIFERENTES RAMINHOS DE UMA MESMA ÁRVORE; D, H) ASPECTO DO CÂMBIO, AINDA ACTIVO, EM JULHO, DE UMA AMOSTRA DE CADA ÁRVORE, RESPECTIVAMENTE. BARRAS: A) 300 µM; B, C, E, F, G) 500 µM; D, H) 100 µM.	49
FIGURA 65 – AMOSTRAS DA <i>ABIES ALBA</i> DE OUTUBRO (A), NOVEMBRO (B) E DEZEMBRO (C), REGISTRANDO A FORMAÇÃO RECENTE DE ANÉIS EM MESES DE FIM DE ESTAÇÃO (SETAS PRETAS), LENHO DE REACÇÃO (SETAS AZUIS) E PRESENÇA DE ANÉIS FALSOS (SETA VERDE). BARRAS: 500 µM	49
FIGURA 66 – SECÇÕES TRANSVERSAIS DE RAMINHOS DA <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> RECOLHIDOS EM VÁRIOS MESES AO LONGO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. A) MAIO; B) AGOSTO; C, D) NOVEMBRO). VERIFICA-SE A PRESENÇA ABUNDANTE DE LENHO DE REACÇÃO (SETAS AZUIS), FORMAÇÃO DE NOVO ANEL EM NOVEMBRO (SETA PRETA). BARRAS: 500 µM	50
FIGURA 67 – ASPECTO DA ZONA CAMBIAL EM <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> EM NOVEMBRO, ONDE SE OBSERVAM AINDA CÉLULAS EM PROCESSO DE MATURAÇÃO (BARRA: 100 µM).	50
FIGURA 68 – TRÊS AMOSTRAS DA MESMA ÁRVORE DA <i>PINUS PINEA</i> , RECOLHIDAS NO MÊS DE JULHO, DEMONSTRANDO GRANDE HETEROGENEIDADE NA ZONA DE CRESCIMENTO MAIS RECENTE, PARA ALÉM DA COMPLETA INDEFINIÇÃO DE ANÉIS. BARRAS: 500 µM. EM A) OBSERVA-SE UMA VARIAÇÃO DE DENSIDADE JÁ PERTO DA CASCA, INEXISTENTE EM B) OU C) (SETAS PRETAS). EM TODAS, ABUNDANTE LENHO DE REACÇÃO QUE DIFICULTA A DEFINIÇÃO DE ZONAS DE CRESCIMENTO ANUAL (SETAS AZUIS). D) ZONA CAMBIAL DE UMA AMOSTRA RECOLHIDA EM JULHO. BARRA: 100 µM.	50
FIGURA 69 – AMOSTRAS RECOLHIDAS EM MARÇO DA MESMA ÁRVORE DA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> . A) NÃO HÁ AINDA INDÍCIOS DE ACTIVIDADE; B) OBSERVA-SE O RECENTE INÍCIO DE FORMAÇÃO DE UM ANEL.	50

FIGURA 70 – AMOSTRAS RECOLHIDAS EM JULHO NA MESMA ÁRVORE DA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> . A) BARRA: 300 μm ; B) BARRA: 200 μm ; C) BARRA: 100 μm . EM A) E B) VERIFICA-SE UM ANEL BEM DESENVOLVIDO. EM C) OBSERVA-SE A FORMAÇÃO DE UM NOVO ANEL OU PRESENÇA DE UM FALSO ANEL.	51
FIGURA 71 – VÁRIOS EXEMPLOS DE FORMAÇÃO DE NOVOS ANÉIS NO FINAL DA ESTAÇÃO NA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> . A) AGOSTO (BARRA: 500 μm); B) NOVEMBRO (BARRA: 500 μm); C) NOVEMBRO, MAS NOUTRA ÁRVORE (BARRA: 200 μm).	51
FIGURA 72 – DUAS AMOSTRAS DA MESMA ÁRVORE DA <i>CERATONIA SILIQUA</i> RECOLHIDAS EM JUNHO. A) ÚLTIMO ANEL AINDA EM INÍCIO; B) ANEL JÁ RELATIVAMENTE DESENVOLVIDO. BARRAS: 500 μm	51
FIGURA 73 – AMOSTRAS DA MESMA ÁRVORE DA <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> , RECOLHIDAS EM OUTUBRO. A DIFERENÇA DA CONFORMAÇÃO DA MEDULA – ELÍPTICA OU CIRCULAR - INFLUENCIA O DESENVOLVIMENTO DOS ANÉIS. A) SECÇÃO DE RAMINHO DE RECOLHIDO EM OUTUBRO (BARRA: 500 μm); B) PORMENOR DA FORMAÇÃO DO ÚLTIMO ANEL DE A) (BARRA: 300 μm); C) SECÇÃO DE RAMINHO RECOLHIDO EM OUTUBRO DA MESMA ÁRVORE (BARRA: 500 μm).	52
FIGURA 74 – FORMAÇÃO DE ANÉIS DESCONTÍNUOS NA <i>OLEA EUROPAEA</i> . AMOSTRAS RECOLHIDAS EM A) JULHO; B) AGOSTO; C) OUTUBRO. BARRAS: 500 μm	52
FIGURA 75- ASSIMETRIA NA FORMAÇÃO DE ANÉIS DE CRESCIMENTO NA <i>OLEA EUROPAEA</i> A) DESENVOLVIMENTO ASSIMÉTRICO DO ANEL (SETAS) NUMA AMOSTRA DE NOVEMBRO (FIM DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO); B) CIRCUNFERÊNCIA DE FORMA IRREGULAR DEVIDO À ASSIMETRIA NA ACTIVIDADE CAMBIAL AO LONGO DO PERÍMETRO RADIAL (A SETA ASSINALA A ORIGEM DA ASSIMETRIA) NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM JUNHO, A MEIO DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. BARRAS: 500 μm	52
FIGURA 76 – AMOSTRAS DA MESMA ÁRVORE DA <i>POPULUS ALBA</i> , RECOLHIDAS EM JUNHO, COM DIFERENTES GRAUS DE DESENVOLVIMENTO DO ANEL. A) ANEL JÁ BASTANTE DESENVOLVIDO (BARRA: 300 μm); B) ANEL AINDA MUITO INCIPIENTE (BARRA: 500 μm). C) PORMENOR DO ÚLTIMO ANEL DE B) DEMONSTRANDO O BAIXO GRAU DE DESENVOLVIMENTO (BARRA: 200 μm).	53
FIGURA 77 – DEFORMAÇÕES DOS RAMINHOS QUE DIFICULTAM A OBSERVAÇÃO DA FORMAÇÃO DOS ANÉIS EM AMOSTRAS DE AGOSTO (A) E JULHO (B) DA <i>POPULUS ALBA</i> (BARRAS: 500 μm).	53
FIGURA 78 – FORMAÇÃO DE ANEL DESCONTÍNUO EM AMOSTRAS DA <i>POPULUS ALBA</i> RECOLHIDAS EM MARÇO (A), AGOSTO (B), NOVEMBRO (C) E DEZEMBRO (D) (BARRAS: 500 μm).	53
FIGURA 79 – DISTINÇÃO DOS LIMITES DOS ANÉIS NA <i>QUERCUS SUBER</i> . A) DIFÍCIL DISTINÇÃO ENTRE ANEL FALSO E ANEL DE CRESCIMENTO ANUAL VERDADEIRO NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM AGOSTO (BARRA: 500 μm); B) DIFICULDADE EM DELIMITAR A FRONTEIRA ENTRE ANÉIS ANUAIS NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM ABRIL (300 μm).	54
FIGURA 80 – DESENVOLVIMENTO DO ANEL AO LONGO DOS MESES NA <i>QUERCUS SUBER</i> . AMOSTRAS RECOLHIDAS EM A) AGOSTO; B) OUTUBRO; C) NOVEMBRO; D) DEZEMBRO. BARRAS: 500 μm	54
FIGURA 81 – COERÊNCIA NO GRAU DE DESENVOLVIMENTO DO ANEL ENTRE AMOSTRAS DA MESMA ÁRVORE DA <i>QUERCUS SUBER</i> . A, B, C) AMOSTRAS RECOLHIDAS DA MESMA ÁRVORE EM MAIO; B, C, D) AMOSTRAS RECOLHIDAS DA MESMA ÁRVORE EM NOVEMBRO. BARRAS: 500 μm	54
FIGURA 82 – AMOSTRAS DE <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> RECOLHIDAS EM MARÇO (A, B); AGOSTO (C) E OUTUBRO (D), DEMONSTRANDO QUE A FALTA DE ANÉIS DISTINTOS CARACTERIZA A ESPÉCIE AO LONGO DE TODA A ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO. ANÉIS INDISTINTOS. PRESENÇA DE VARIAÇÕES DE DENSIDADE EM A) E D) (SETAS). BARRAS: 300 μm (A), 200 μm (B), 200 μm (C) E 500 μm (D).	54
FIGURA 83 – EXEMPLOS DE AMOSTRAS DA MESMA ÁRVORE E DA MESMA COLHEITA EM QUE UMA APRESENTA FORMAÇÃO DE ANEL FALSO E A OUTRA NÃO. A, B) <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> (BARRA: 500 μm), AMOSTRAS RECOLHIDAS EM DEZEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO. C, D) <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> (BARRA: 500 μm), AMOSTRAS RECOLHIDAS EM JULHO, A MEIO DA ESTAÇÃO. E, F) <i>ABIES ALBA</i> (BARRA: 500 μm), AMOSTRAS RECOLHIDAS EM OUTUBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO. AS SETAS ASSINALAM A PRESENÇA DE ANÉIS FALSOS.	55
FIGURA 84 – AMOSTRAS RECOLHIDAS EM DEZEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO, ONDE SE OBSERVAM AINDA CÉLULAS ORIGINÁRIAS DA ACTIVIDADE DO CÂMBIO EM MATURAÇÃO. A) <i>PINUS PINEA</i> , B) <i>SCHINUS TERIBINTHIFOLIUS</i> E C) <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> ; D) <i>OLEA EUROPAEA</i> (BARRAS: 100 μm).	56
FIGURA 85 – AMOSTRAS DE DIFERENTES ESPÉCIES, REFERENTES AO MÊS DE DEZEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO, EM QUE JÁ NÃO SE OBSERVA QUALQUER SINAL DE ACTIVIDADE CAMBIAL. A) <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> , B) <i>CERATONIA SILIQUA</i> , C) <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> , D) <i>POPULUS ALBA</i> , E) <i>QUERCUS SUBER</i> (BARRAS: 100 μm).	56

FIGURA 86 - AMOSTRAS DA MESMA ÁRVORE DA <i>ABIES ALBA</i> RECOLHIDAS EM DEZEMBRO. PRESENÇA DE CÉLULAS DE INÍCIO DE ESTAÇÃO EM DEZEMBRO, QUE LEVAM A CRER QUE AINDA EXISTE ACTIVIDADE CAMBIAL NESTA ÁRVORE. EM C) EXISTE JÁ FORMAÇÃO DE LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO (BARRA: 100 μ M).	56
FIGURA 87 - ANEL APRESENTANDO LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO NA <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> , EM AMOSTRAS RECOLHIDAS EM DEZEMBRO. BARRAS: 500 μ M (A); 300 μ M (B, C).	57
FIGURA 88 - CESSAÇÃO APARENTE DA ACTIVIDADE CAMBIAL DA <i>CERATONIA SILIQUA</i> EM AGOSTO. AMOSTRAS RECOLHIDAS EM A) JULHO; B) AGOSTO; C) OUTUBRO; D) NOVEMBRO; E) DEZEMBRO, DEMONSTRANDO EXISTIR AINDA ACTIVIDADE EM JULHO, PELA PRESENÇA DE CÉLULAS NA ZONA CAMBIAL AINDA EM MATURAÇÃO. DE AGOSTO PARA A FRENTE, APARENTEMENTE, A ACTIVIDADE CAMBIAL TERÁ TERMINADO, ENCONTRANDO-SE AS CÉLULAS DO XILEMA JÁ DIFERENCIADAS E A ZONA CAMBIAL MAIS ESTREITA, ESTAS COM MENOR ÁREA DO QUE QUANDO EM PLENA ACTIVIDADE. E) ANEL BEM DESENVOLVIDO NUMA AMOSTRA RECOLHIDA EM AGOSTO. BARRAS: 100 μ M (A, B, C, D, E); 500 μ M	57
FIGURA 89 - AMOSTRAS RECOLHIDAS DE DIFERENTES ÁRVORES DE <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> EM DEZEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO. CONSTATA-SE UM MAIOR DESENVOLVIMENTO DO ANEL NA AMOSTRA COM MEDULA CIRCULAR (C). O ANEL DAS RESTANTES AMOSTRAS (A, B) ENCONTRA-SE AINDA INCIPIENTE. BARRAS: 500 μ M (A), 200 μ M (B) E 500 μ M (C).	58
FIGURA 90 - AMOSTRAS DA <i>OLEA EUROPAEA</i> RECOLHIDAS EM NOVEMBRO (A, B) E EM DEZEMBRO (C). OBSERVAM-SE DIFERENTES CONFIGURAÇÕES DO ANEL DO ANO. A) ANEL AINDA POUCO DESENVOLVIDO EM NOVEMBRO; B) ANEL MUITO DESENVOLVIDO EM DETERMINADAS ZONAS DO PERÍMETRO MAS SEM DESENVOLVIMENTO NAS RESTANTES OU C) FORMAÇÃO DE NOVO ANEL, DE FORMA DESCONTÍNUA, EM DEZEMBRO BARRAS: 200 μ M (A), 500 μ M (B) E 300 μ M (C).	58
FIGURA 91 - PRESENÇA DE LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO (ASSINALADO PELAS SETAS) NO ANEL DE AMOSTRAS DA <i>POPULUS ALBA</i> RECOLHIDAS EM DEZEMBRO, NO FINAL DA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO (A, C, D) E EM JUNHO (D). BARRAS: 100 μ M.	59
FIGURA 92 - DIFICULDADE NA DISTINÇÃO DE ANÉIS EM AMOSTRAS DA <i>QUERCUS SUBER</i> RECOLHIDAS EM DEZEMBRO, DUAS DA MESMA ÁRVORE (A,C). A) DIFÍCIL DISTINÇÃO ENTRE ANEL FALSO E ANEL DE CRESCIMENTO ANUAL; B, C) DIFICULDADE EM DELIMITAR A FRONTEIRA ENTRE ANÉIS ANUAIS; D) PORMENOR DO ANEL DO ANO NA MESMA AMOSTRA DE C). BARRAS: 500 μ M (A, B, C) E 200 μ M (D). A SETA ASSINALA O ANEL FALSO.	59
FIGURA 93 - ZONA CAMBIAL VS ANEL, DE AMOSTRAS DA <i>QUERCUS SUBER</i> RECOLHIDAS EM OUTUBRO, NOVEMBRO E DEZEMBRO. PRESENÇA DE LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO NO ANEL DE AMOSTRAS RECOLHIDAS EM C) NOVEMBRO; E) DEZEMBRO (SETAS) E AUSÊNCIA EM A) OUTUBRO. B, D, F) ZONA CAMBIAL DAS MESMAS AMOSTRAS: B) OUTUBRO; D) NOVEMBRO; F) DEZEMBRO. EM B) OBSERVAM-SE CÉLULAS EM DIFERENCIAÇÃO (SETA). EM OUTUBRO A AUSÊNCIA DE LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO NO ANEL E A PRESENÇA DE CÉLULAS EM PROCESSO DE MATURAÇÃO NA ZONA CAMBIAL LEVAM A CRER HAVER AINDA ACTIVIDADE CAMBIAL. EM NOVEMBRO E DEZEMBRO, A PRESENÇA DE LENHO DE FIM DE ESTAÇÃO E A ZONA CAMBIAL, PARECEM ESTAR ASSOCIADAS A INACTIVIDADE MERISTEMÁTICA. BARRAS: A, C, E) 300 μ M; B, D, F) 100 μ M.	60
FIGURA 94 - CONFIGURAÇÃO DO ANEL DO ANO EM DEZEMBRO EM TODAS AS ESPÉCIES. O FACTO DE ALGUMAS ESPÉCIES TEREM REPRESENTADAS DUAS AMOSTRAS TEM O FIM DE DEMONSTRAR A VARIABILIDADE NO DESENVOLVIMENTO DO ANEL AO LONGO DE UMA MESMA ESTAÇÃO DE CRESCIMENTO E SOB O MESMO CLIMA. A) <i>ABIES ALBA</i> (BARRA: 500 μ M) E B) <i>ABIES ALBA</i> (OUTRA ÁRVORE; BARRA: 300 μ M); C) <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> (BARRA: 500 μ M); D) <i>CERATONIA SILIQUA</i> (BARRA: 300 μ M); E) <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> (BARRA: 500 μ M); F) <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> (BARRA: 500 μ M); G) <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> (OUTRA ÁRVORE, BARRA: 500 μ M); H) <i>O. EUROPAEA</i> (BARRA: 500 μ M) I) <i>OLEA EUROPAEA</i> (OUTRA ÁRVORE, BARRA: 500 μ M); J) <i>PINUS PINEA</i> (BARRA: 500 μ M), K) <i>POPULUS ALBA</i> (BARRA: 300 μ M); L) <i>POPULUS ALBA</i> (OUTRA ÁRVORE, BARRA: 200 μ M); M) <i>SCHINUS TERIBINTHIFOLIUS</i> (BARRA: 500 μ M); N) <i>QUERCUS SUBER</i> (BARRA: 500 μ M).	61
FIGURA 95 - <i>CERATONIA SILIQUA</i> .L. FONTE: HTTP://WWW.NATURE-DIARY.CO.UK/MALLORCA/LEGUMINOSAE.HTM . 28.10.2011	94
FIGURA 96 - <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> L.	94
FIGURA 97 - <i>PINUS PINEA</i> L. FONTE: HTTP://PICASAWEB.GOOGLE.COM/114893140495753895029/PLANTASPZ . 28.10.2011	94
FIGURA 98 - <i>ABIES ALBA</i> MILL FONTE: HTTP://WWW.CONIFERS.ORG/PI . 28.10.2011	95
FIGURA 99 - <i>SCHINUS TEREBINTHIFOLIUS</i> RADDI.	95
FIGURA 100 - <i>CUPRESSUS SEMPERVIRENS</i> L.	95
FIGURA 101 - <i>POPULUS ALBA</i> L.	96
FIGURA 102 - <i>QUERCUS SUBER</i> L.	96
FIGURA 103 - <i>FRAXINUS ANGUSTIFOLIA</i> VAHL.	96
FIGURA 104 - <i>OLEA EUROPAEA</i> L.	97

Lista de quadros

QUADRO 1 – DADOS CLIMÁTICOS DA TAPADA DA AJUDA (P- PRECIPITAÇÃO; T - TEMPERATURA) RELATIVOS AO ANO DE 2010.....	24
QUADRO 2 – ESPÉCIES AMOSTRADAS AO LONGO DE TODO O PERÍODO E NÚMERO DE ÁRVORES AMOSTRADAS	25

I. JUSTIFICAÇÃO DA RELEVÂNCIA DO ESTUDO. OBJECTIVOS.

A dendrocronologia, que consiste na datação e estudo dos anéis de crescimento das árvores, tem-se revelado de extrema importância e utilidade, especialmente no contexto actual de alterações climáticas, no estudo das variações ambientais ao longo da história (Brienen, et al., 2005; Davi, et al., 2006; Helama, et al., 2010). Quando surgiu como ciência interdisciplinar, no início do século XX, baseava-se apenas na variação inter-anual da espessura dos anéis de crescimento como indicador de condições ambientais tendo, no entanto, vindo a evoluir para a utilização de outras variáveis dos anéis, como densidade da madeira (Collins, et al., 2002; Wang, et al., 2002; Helama, et al., 2008) e características anatómicas (Wang, et al., 2002; García-González, et al., 2006; Payette, et al., 2010) e químicas (Kagawa, et al., 2006; Roig, et al., 2006; Kress, et al., 2010). Mais recentemente assiste-se à tendência para estender a análise dos anéis à escala intra-anual incidindo, actualmente, um número considerável de estudos no desenvolvimento e formação do anel de crescimento (Kuroda, et al., 1997; van der Werf, et al., 2007; Gricar, et al., 2008).

O estudo do crescimento das árvores e a sua relação com os factores ambientais (clima, fenómenos pedológicos, influência antrópica, poluição, etc.) assume um papel decisivo na gestão florestal. Efectivamente, no contexto actual de alterações climáticas, ter a capacidade de antever a forma a floresta poderá vir a ser afectada nos vários cenários previstos, revela-se fundamental. Através do conhecimento da relação entre o ambiente e a formação do tecido xilémico ao longo da estação de crescimento, o fomento do crescimento das árvores, ou mesmo o seu direccionamento para um determinado propósito (ex. qualidade da madeira), através do condicionamento dos factores ambientais, fica possibilitado. O interesse no desenvolvimento desta área é já antigo, no entanto a sua aplicação como técnica de análise vem acompanhando a evolução das tecnologias de obtenção e análise de imagem, estando actualmente em franco desenvolvimento (Fonti, et al., 2007).

Os métodos utilizados na extracção de amostras são vários, apresentando, cada um, vantagens e desvantagens. Regra geral o material é extraído do tronco da árvore a intervalos temporais regulares cobrindo toda a estação de crescimento. As desvantagens associadas à sua utilização estão relacionadas sobretudo com o impacto da extracção das amostras sobre a árvore, com o custo associado ao processo de amostragem, e com a sua aplicabilidade em espécies resinosas e folhosas. A maioria dos trabalhos foi desenvolvida em climas cuja estação de crescimento dura apenas alguns meses e utilizando espécies resinosas (Makinen, et al., 2003; Gricar, 2007; Rossi, et al., 2008). Em clima mediterrânico, em que a estação de crescimento se pode prolongar por vários meses requerendo, por isso, um número de amostras bastante superior, será necessário um método que

inflija o menor impacto possível sobre a árvore. A simplicidade da aplicação do método é outro factor importante, para além da sua aplicabilidade a espécies resinosas e folhosas, estas últimas mais difíceis de amostrar pela sua dureza e complexidade anatómica.

Este trabalho tem como objectivo principal testar um método de amostragem, adequado a climas mediterrânicos, baseado na recolha de raminhos da copa, com uma periodicidade mensal, no sentido de superar algumas das desvantagens associadas aos métodos correntemente aplicados.

Estabeleceram-se os seguintes objectivos específicos:

1. Caracterização do desenvolvimento da madeira em dez espécies de árvores, tendo em conta as seguintes particularidades desse desenvolvimento: formação de anéis de crescimento e sua definição, formação de lenho de reacção, agrupamento de vasos, formação de flutuações intra-anuais de densidade da madeira;
2. Caracterização do desenvolvimento do anel do ano em que se fez a amostragem (2010), tendo em conta as particularidades descritas no objectivo 1), e identificando o período de actividade cambial;
3. Identificação das espécies mais indicadas para futuros estudos dendrocronológicos, baseada na informação obtida nos objectivos 1) e 2).

II. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1. PLANTAS LENHOSAS E CRESCIMENTO SECUNDÁRIO

De acordo com Parham (1983), para que uma planta seja tecnicamente considerada lenhosa, tem de obedecer aos seguintes critérios: ter um sistema condutor (vascular); viver um número de anos considerável (perene); o tronco não pode regredir cada inverno para reemergir na primavera (persistente); o tronco, ramos e raízes têm de crescer em diâmetro através de acções não atribuíveis ao meristema terminal (exibirem crescimento secundário). As plantas lenhosas podem ser árvores, arbustos ou lianas.

1.1. O CÂMBIO VASCULAR

O câmbio vascular é um meristema secundário, uma vez que deriva de outro meristema, o procâmbio, que, por sua vez, deriva do meristema apical. As células do procâmbio diferenciam-se desde a base do tronco até ao ápice dos ramos primários em fase de alongamento. Somente nas porções maduras dos troncos e ramos se dará eventualmente a diferenciação do procâmbio resultando daí o câmbio (Parham, 1983). O câmbio tem um papel fundamental no crescimento diametral dos troncos, ramos e raízes das gimnospérmicas e angiospérmicas (ver Fig. 1) (Plomion, et al., 2001).

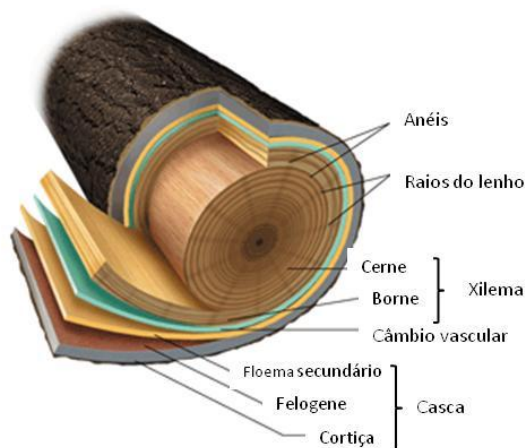


Figura 1 – Secção transversal de um tronco de árvore demonstrando as diferentes camadas de tecidos (as cores indicam os diferentes tecidos). O borne é o xilema jovem, ainda activamente envolvido no transporte de água; o cerne corresponde ao xilema antigo que já não participa activamente no transporte.

Fonte: <http://terra.dadeschools.net/Books/Biology/BiologyExploringLife04/0-13-115075-/text/chapter20/concept20.4.html>
28.10.2011

O câmbio vascular não corresponde à descrição usual dos meristemas, que consiste em células com citoplasma denso, grandes núcleos e aproximadamente isodiamétricas. Embora as células não activas do câmbio tenham vacúolos relativamente escassos e pequenos, as activas são intensamente vacuolizadas (Esau, 1977). Existe alguma controvérsia sobre a exacta natureza do câmbio, nomeadamente se o meristema consiste numa camada única de células iniciais. Actualmente a

interpretação aceita é a que reconhece uma única camada de células cambiais iniciais, auto-perpetuada, inserida numa região de “células-mãe” do xilema e floema em divisão. Neste ponto de vista, o conjunto formado pela região meristemática de células-mãe do xilema, células do câmbio e células-mãe do floema, será referido como zona cambial (Parham, 1983). O xilema e o floema são os tecidos vasculares responsáveis pela condução da água e de fotoassimilados, respectivamente, ao longo da planta. Estes tecidos são descritos na secção seguinte.

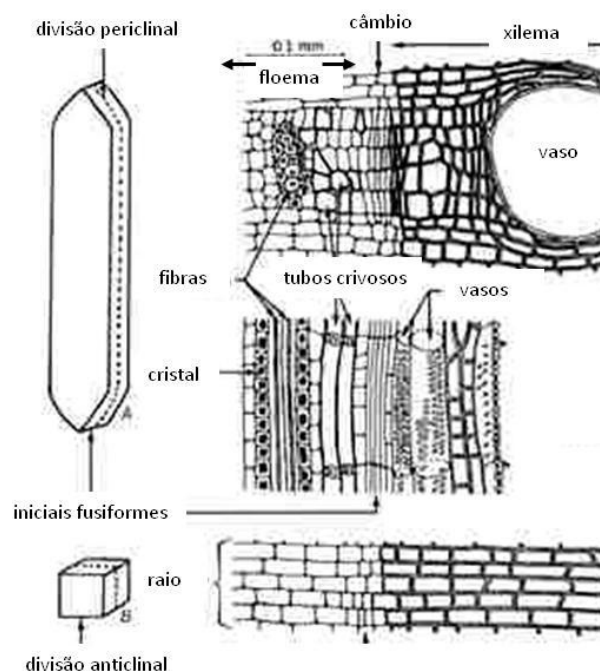


Figura 2 – Posição relativa do câmbio vascular relativamente ao xilema e floema. Esquema das divisões das células cambiais (periclinais e anticlinais). Fonte: <http://www.portalsaofrancisco.com.br/alfa/meristema/meristema-3.php>. 31.10.2011

2.1.1. A zona cambial

A zona cambial é constituída por algumas camadas de células estreitas, alongadas, com paredes finas, e inclui dois tipos de células altamente vacuolizadas: iniciais radiais, que dão origem aos raios lenhosos, essenciais na translocação de nutrientes entre o floema e o xilema, que formam no seu conjunto o sistema radial; e as iniciais fusiformes, que se dividem longitudinalmente, produzindo tecidos vasculares secundários através de divisões periclinais (no plano tangencial) e, que constituem, no seu conjunto, o sistema axial (ver Fig. 2). Dependentemente da posição ocupada pelas células iniciais fusiformes no meristema, o tipo de tecido formado será diferente: no lado interno são formados os elementos xilémicos, e no lado externo do meristema são formadas as células do floema (Plomion, et al., 2001). Segundo Esau (1997), cada divisão celular das derivativas do câmbio resultará, ora na formação de xilema, ora na formação de floema, não necessariamente de forma alternada. Parham (1983) avança que, sob condições de crescimento favoráveis, o câmbio dará origem a pelo menos 4 a 6 células de xilema por cada uma de floema, admitindo no entanto existirem

comummente rácios xilema:floema maiores, dependendo da espécie e das condições dominantes de crescimento.

As divisões anticlinais (radiais) das células fusiformes iniciais, dão-se longitudinalmente ou em vários ângulos face ao eixo das fusiformes, num plano perpendicular ao câmbio, e produzem igualmente células derivativas do câmbio, similares às células-mãe. Desta forma é assegurado o aumento do perímetro do câmbio à medida que a planta aumenta de diâmetro (Parham, 1983).

Ao longo do período de actividade cambial a adição de células resultante das divisões das células do câmbio é muito rápida, de tal forma que as células mais antigas têm ainda capacidade meristemática quando as novas células são produzidas pelas iniciais. Como resultado acumulam-se células mais ou menos indiferenciadas, formando uma zona cambial extensa (Fig. 3). As células iniciais são extremamente difíceis de distinguir das suas derivativas, uma vez que estas últimas se dividem periclinamente uma ou mais vezes antes de iniciarem a sua diferenciação, resultando em células de floema ou xilema (Esau, 1977).

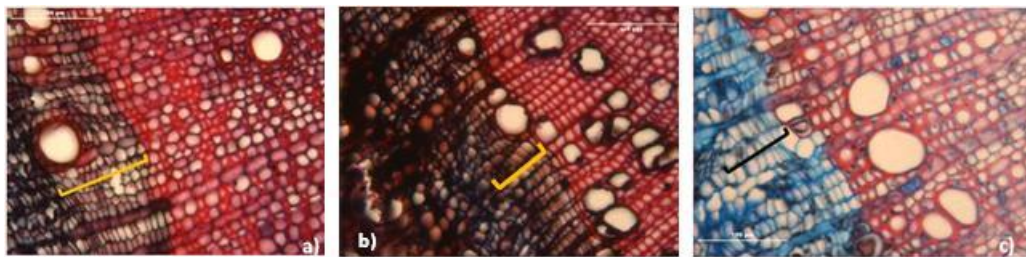


Figura 3 – Zona cambial extensa no início da estação (assinalada pela forma recta) na a) *Quercus suber*; b) *Schinus terebinthifolius*, c) *Fraxinus angustifolia*. Barras: 100 μ m.

O processo de diferenciação das células do xilema envolve uma sucessão de quatro grandes passos: as células derivativas do câmbio após divisão (1) expandem-se nos sentidos longitudinal e radial (2), ao mesmo tempo que se forma a parede primária, atingindo assim a sua dimensão final; 3) Uma vez o processo de expansão completo, inicia-se a formação da parede celular secundária, conduzida pela expressão coordenada de vários genes, especificamente envolvidos na biossíntese e conjugação de quatro componentes principais: polissacáridos (celuloses e hemiceluloses), lenhina, proteínas da parede celular e outros componentes solúveis e insolúveis de menor importância. Entre 40 a 50% da composição da madeira corresponde a celulose. As suas unidades estruturais supramoleculares fundamentais são as microfibrilas, insolúveis em água, e associadas a polissacáridos não-celulósicos solúveis, as hemiceluloses, que correspondem a 25% do peso seco da madeira. A lenhina é o terceiro maior componente da madeira, correspondendo a 25 a 35% da sua constituição. A lenhina é um polímero fenólico que envolve a matriz de polissacáridos, dando rigidez e coesão ao tecido lenhoso na sua totalidade, e constituindo igualmente uma superfície hidrofóbica, necessária para o transporte de água. As proteínas das paredes celulares e as pectinas estão entre os componentes de menor importância da parede celular; 4) Quando a lenhificação está completa, os elementos

condutores do xilema iniciam a sua morte programada, processo que consta do “suicídio” autónomo, activo e ordenado da célula, envolvendo o recrutamento de hidrolases específicas. Durante este processo os vacúolos colapsam, provocando a libertação de hidrolases que degradam todo o conteúdo da célula, excepto a parede secundária (Plomion, et al., 2001).

Nas regiões temperadas, a dormência de inverno é seguida da reactivação do câmbio vascular. As células do câmbio absorvem água, alargam radialmente e dividem-se periclinamente. A iniciação da actividade do câmbio na primavera está claramente relacionada com o recomeço do crescimento dos gomos. Segundo esta teoria, a actividade cambial inicia-se abaixo dos ramos novos emergentes, continuando basipetalmente na direcção do tronco e das raízes, podendo passar-se várias semanas desde a reactivação do câmbio na zona abaixo dos gomos até que esta se dê ao nível das raízes (Esau, 1977). Desde os trabalhos dos primeiros estudiosos do crescimento secundário que uma pesquisa intensa tem vindo a associar repetidamente a indução da actividade cambial ao movimento basipetal de substâncias de crescimento desde os gomos em expansão (Samish, 1954, cit. por Esau, 1977; Lyndon, 1990; Parham, 1983; Plomion, et al., 2001). Contudo, as substâncias que regulam o crescimento actuam em conjugação com outros factores de crescimento, como disponibilidade de fotoassimilados (especialmente açúcar) e de água, temperatura e fotoperíodo apropriados e ritmo de crescimento endogenamente determinado, característico de cada espécie (Esau, 1977).

2.2. Tecidos vasculares secundários

6

O xilema é o principal tecido de condução de água e sais minerais, encontrando-se usualmente associado em termos espaciais com o floema, o principal tecido condutor de fotoassimilados. Os dois tecidos em conjunto constituem os denominados tecidos vasculares, e a sua combinação forma um sistema vascular contínuo que se estende através de todas as partes da planta (Esau, 1977). Os tecidos vasculares secundários resultam da actividade do meristema secundário, o câmbio vascular, responsável pelo aumento do diâmetro do tronco, ramos e raízes principais, através da produção de xilema e floema secundários (Parham, 1983).

2.2.1. Estrutura do floema secundário

O floema é um tecido complexo, composto de diferentes tipos de células. O tecido floémico ocorre ao longo do corpo da planta, juntamente com o xilema, podendo ser primário ou secundário. Está relacionado com a condução e reserva de fotoassimilados nas espermatófitas (plantas com semente), assim como com o seu suporte. As células crivosas e os elementos dos tubos crivosos, são as principais células condutoras, ambas sem núcleo quando maduras. Os elementos crivosos unem-se nas extremidades, formando os tubos crivosos, que se encontram associados a células companheiras (células especiais de parênquima). Outras células parenquimatosas ocorrem em filas verticais. O

floema secundário contém igualmente parênquima na forma de raios. As fibras e os esclerídeos compõem o tecido de suporte (ver no Anexo I o esquema dos vários tipos de células).

2.2.2. Estrutura do xilema secundário

O xilema é constituído por vários tipos de células associadas às principais funções do tecido, designadamente condução de água, reserva e suporte (ver Anexo II, onde se encontram representadas as células constituintes do xilema). Existem vários aspectos do xilema das angiospérmicas dicotiledóneas (folhosas) que servem para distingui-lo do xilema das gimnospérmicas coníferas (resinosas) (ver no Anexo III onde se encontram esquematizados os dois tipos de estrutura do xilema) (Esau, 1977; Parham, 1983; Bowyer, et al., 2003), sendo o xilema das coníferas mais simples e menos evoluído. As dicotiledóneas apresentam vários tipos de células, de entre as quais se destacam os elementos de vaso, células que unidas formam uma estrutura condutora, o vaso. Esta situação é considerada uma consequência da evolução do xilema. No caso das resinosas, 90 a 95% do seu volume é constituído por traqueídeos. Assim, as principais células condutoras de água são os traqueídeos e os elementos de vaso (elementos traqueais). A função de reserva é desempenhada pelas células do parênquima, dispostas em colunas verticais e, no xilema secundário, também em raios, e a função mecânica ou de suporte é reservada às fibras e esclerídeos, e também aos traqueídeos, no caso das resinosas (Esau, 1977).

2.2.2.1. Elementos traqueais

Os elementos traqueais são as células mais especializadas do xilema e estão relacionadas com a condução de água e de substâncias dissolvidas na água. São células mais ou menos alongadas, não vivas quando maduras, com paredes lenhificadas, espessamentos secundários e várias aberturas nas paredes, as pontuações, que permitem a ligação entre células. Os dois tipos de células traqueais, designadamente os traqueídeos e os elementos de vaso, diferem entre si no facto de o traqueídeo ser uma célula não perfurada, enquanto o elemento de vaso tem perfurações, uma ou mais em cada extremidade e por vezes também na parede lateral. Nos traqueídeos a passagem da água entre células ocorre principalmente através de pares de pontuações, em que as membranas são altamente penetráveis pela água e substâncias dissolvidas. Nos elementos de vaso, a água move-se livremente através das perfurações na parede (Esau, 1977).

Os elementos de vaso formam séries longitudinais de células, interconectadas entre si, através de perfurações, que são denominadas vasos. A parte perfurada da parede celular de um elemento de vaso é denominada placa de perfuração, podendo o vaso ser simples, se tiver apenas uma perfuração, ou multiperfurado, se apresenta mais de uma perfuração. A transferência de fluidos entre células contíguas é feita através de pontuações areoladas e simples, existentes nas paredes celulares (Esau, 1977).

No âmbito da anatomia da madeira das folhosas, os vasos em secção transversal são referidos como poros. Com base na distribuição dos poros numa camada de crescimento, podem identificar-se os tipos de madeira: de porosidade difusa, em que os poros se apresentam uniformes em termos de tamanho e disposição ao longo do anel de crescimento; e de porosidade em anel, com os poros distintamente maiores no lenho de início de estação, e formando claramente um anel (Esau, 1977). A maior parte das folhosas apresenta porosidade difusa (Bowyer, et al., 2003). São também considerados padrões intermédios de porosidade (porosidade semi-difusa), em que a transição dos vasos maiores de início de estação para os vasos de menor diâmetro no fim da estação de crescimento é gradual (Parham, 1983).

A condição de porosidade em anel é considerada uma especialização evolucionária e ocorre em comparativamente poucas espécies, quase todas elas características da zona norte temperada. Nas espécies com porosidade em anel, a água é conduzida quase inteiramente na zona mais recente do crescimento (último anel), a uma velocidade dez vezes maior do que a registada nas espécies de porosidade difusa (Esau, 1977).

Dentro dos principais padrões de distribuição de vasos, ocorrem pequenas variações na relação espacial dos poros entre si. Assim, um poro é “isolado” quando o vaso se encontra completamente rodeado por outros tipos de células; “em fiadas” quando se encontram dois ou mais poros juntos num grupo; ou “em cacho”, quando o agrupamento de poros é irregular. Embora os poros, ou os grupos de poros, possam parecer isolados em secções transversais da madeira, no espaço tridimensional os vasos estão inter-conectados em vários planos (Esau, 1977).

2.2.2.2. *Fibras*

As fibras são células longas com paredes secundárias, normalmente lenhificadas. As paredes variam em espessura mas são, regra geral, mais espessas que as paredes dos traqueídeos na mesma madeira. Existem dois tipos de fibras no xilema: os fibrotraqueídeos e as fibras liberiformes. Se ambas ocorrerem na mesma madeira, as fibras liberiformes são mais longas e têm paredes mais espessas, relativamente aos fibrotraqueídeos. Estas últimas têm pontuações areoladas, tendo as cavidades mais pequenas do que os traqueídeos ou os vasos na mesma madeira. As pontuações das fibras liberiformes são simples (Esau, 1977).

2.2.2.3. *Células do parênquima*

O parênquima do xilema secundário é representado pelo parênquima axial e o parênquima radial. Estes dois tipos de complexos celulares são fundamentalmente idênticos, no que toca à estrutura da parede celular e conteúdos. As células de parênquima armazenam amido, óleos, e muitas outras substâncias ergásticas com funções desconhecidas. Compostos de tipo tanino e cristais formam

regularmente inclusões, sendo os tipos de cristal e o seu arranjo suficientemente característicos para servir na identificação das madeiras (Esau, 1977).

3. FORMAÇÃO DE LENHO DE REACÇÃO

A madeira do tipo de reacção forma-se nas partes inferiores dos ramos, ou em troncos inclinados ou curvos de espécies de árvores resinosas, e nas partes superiores de estruturas idênticas em espécies folhosas (Esau, 1977). A reacção do lenho surge como resposta a uma orientação não-vertical do tronco ou ramos, causada pelos ventos dominantes, neve, declive ou pela forma assimétrica da copa. Este tipo de madeira anormal forma-se como parte de um processo de desenvolvimento que visa reorientar um tronco ou ramo inclinado, de forma a permitir que a árvore encontre uma posição mais favorável (Plomion, et al., 2001).

Tanto nas folhosas como nas resinosas, o lenho de reacção é frequentemente associado ao crescimento radial excêntrico do tronco inclinado ou do ramo. Denomina-se lenho de compressão nas resinosas, uma vez que na maioria dos casos se localiza na zona da árvore que se encontra em compressão (ex. parte inferior de um tronco inclinado), e lenho de tensão nas folhosas, devido ao facto de se formar tendencialmente em zonas da árvore que estão sob tensão (p.ex. a parte superior de um tronco ou ramo inclinado) (Plomion, et al., 2001). O lenho de reacção difere do lenho normal, tanto anatómica como quimicamente (Esau, 1977).

O lenho de compressão é altamente lenhificado, contém menos celulose, e a densidade é 50% maior que a do lenho normal. Adicionalmente, o ângulo das microfibrilas na camada S2 da parede celular das fibras celulósicas é maior (45 graus), os traqueídeos têm comprimento reduzido, as células aparecem arredondadas em perfil transversal e os espaços inter-celulares são maiores (Esau, 1977; Plomion, et al., 2001).

No lenho de tensão, o conteúdo global de lenhina é mais baixo do que no lenho normal, ao passo que o conteúdo de celulose é maior. Adicionalmente, o ângulo das microfibrilas é mais pequeno (Plomion, et al., 2001). No lenho de tensão os vasos encontram-se reduzidos, tanto em espessura como em número, e as fibras apresentam uma camada interna espessa e altamente refractiva, não lenhificada composta sobretudo por celulose (camada-G). Esta camada é depositada sobre a camada secundária S3, S2 ou mesmo S1 da parede secundária (ver Fig. 4). Estas fibras, denominadas gelatinosas, resultam da modificação dos traqueídeos, fibrotraqueídeos e das fibras liberiformes (Esau, 1977; Carlquist, et al., 1985). A baixa densidade de vasos e a sua menor dimensão, e ao mesmo tempo o investimento na produção de fibras, leva a crer que a função de condução fica em segundo plano, quando a árvore se encontra sujeita a pressões exteriores.

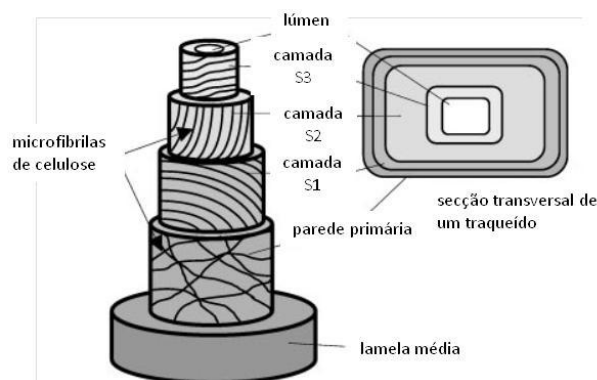


Figura 4 – Estrutura tridimensional da parede celular secundária de um traqueídeo (célula do xilema). A parede celular está dividida em diferentes camadas, cada uma com um arranjo particular das microfibrilas de celulose, as quais determinam as propriedades mecânicas e físicas da madeira naquela célula. As microfibrilas podem estar alinhadas irregularmente (como na parede primária), ou fazendo um ângulo particular com o eixo da célula (como nas camadas S1, S2 e S3). A lamela média assegura a adesão entre as células. Fonte: Plomion et al. (2001).

Heinrich et al. (2007), após terem submetido espécies de resinosas e folhosas ao mesmo tipo de pressão, no sentido de estudarem a formação do lenho de tensão nas folhosas, concluem que existe uma estratégia diferente de formação de lenho de reacção numas e noutras. Nas folhosas submetidas a pressões mecânicas, a prioridade é dada à estabilização da árvore, havendo formação de fibras em detrimento dos elementos condutores, em contraste com as resinosas, em que parece ser prioritária a segurança da condução de água, formando, antes de mais, traqueídeos “normais” de início de estação, com paredes finas e grandes lúmenes. Uma vez garantida a estabilidade mecânica da árvore, a árvore investe na formação dos elementos condutores, assegurando o fornecimento de água.

A madeira produzida num tronco ou ramo, do lado oposto à madeira de reacção pode igualmente ser de uma natureza especial, e pode considerar-se ter muitas propriedades intermédias entre o lenho normal e o lenho de reacção (Plomion, et al., 2001).

4. FORMAÇÃO DE ANÉIS

Nas regiões temperadas, o curso anual da actividade cambial é induzido pela temperatura e/ou fotoperíodo. O lenho de início de estação forma-se no início da estação de crescimento quando a temperatura e o fotoperíodo são favoráveis ao crescimento activo, que coincide com a primavera, e é composto por células mais curtas. Por outro lado apresenta menor densidade, que resulta da presença de células com paredes finas e com diâmetro radial grande. O lenho de fim de estação forma-se no fim do verão ou outono, quando a divisão e expansão das células cambiais entra em declínio. É caracterizado por alta densidade, decorrente do pequeno diâmetro radial das células e da grande espessura da parede tangencial. A alternância entre estes dois tipos de células formados periodicamente em climas temperados, resulta na formação de “anéis de crescimento”, tanto em espécies folhosas como resinosas (ver Fig. 5). Na maioria das resinosas, os anéis sucessivos distinguem-se pela presença da madeira que se forma no final da estação, que aparenta ser mais

escura, devido às características das células (Plomion, et al., 2001). No entanto, a transição de lenho de início de estação para lenho de fim de estação nem sempre é clara. A mudança abrupta ocorre apenas em algumas espécies de resinosas (Figs. 4 -a). Noutras espécies a transição entre os dois tipos de células é gradual (Fig. 5 -b, -c) (Bowyer, et al., 2003).

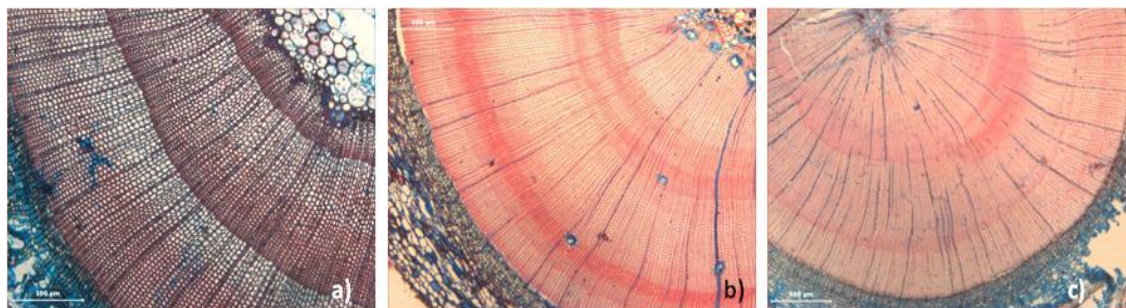


Figura 5 – Transição entre anéis nas resinosas. a) Anéis conspícuos, transição abrupta do lenho de início para o lenho de fim de estação, na *Abies alba*; b) Distinção de anéis imperceptível na *Pinus pinea*; c) distinção ténue entre anéis na *Cupressus sempervirens*. Barras: 300 μ m (a); 500 μ m (b, c).

Nas folhosas, o tamanho e o arranjo dos poros (vasos) ajudam na distinção dos anéis (Fig. 6 b), embora, em algumas espécies, a ampliação da imagem seja necessária para distinguir os seus limites (Figs. 6 -c, -d) (Parham, 1983).

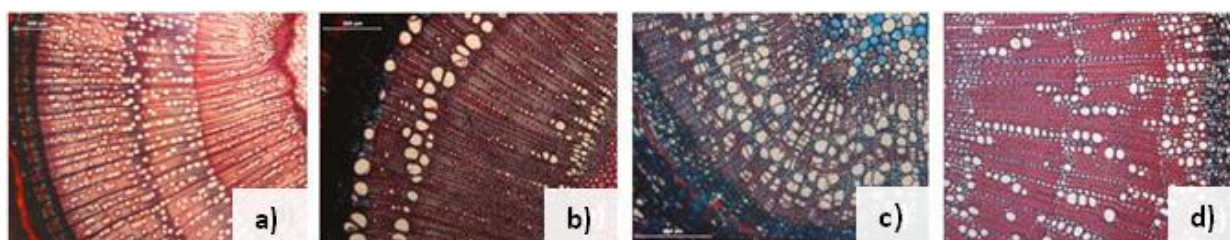


Figura 6 - Transição entre anéis nas folhosas. a) Anéis bem distintos, com transição abrupta de lenho de início para o lenho de fim de estação na *Acer pseudoplatanus*; b) A presença de vasos de maiores dimensões no início da estação ajuda a distinguir os anéis na *Fraxinus angustifolia* (barra:); c) A disposição dos vasos ao longo do anel torna difícil a sua distinção na *Populus alba*; d) Distinção entre anéis muito ténue na *Olea europaea*. Barras: 500 μ m (a); 300 μ m (b); 200 μ m (f, g).

4.1. Anéis falsos

A periodicidade da formação dos anéis varia com as espécies, com a idade da árvore e com as condições de crescimento, o que dificulta a generalização de padrões sazonais de formação da madeira. Ainda assim, espécies de clima temperado, produzem normalmente um anel por ano, estando as excepções associadas sobretudo ao ambiente em que se desenvolvem (Parham, 1983). Árvores de regiões subtropicais, que apresentam crescimento intermitente dos ramos, e de regiões tropicais, que crescem quase de forma contínua, exibem regularmente anéis múltiplos, impedindo a distinção do crescimento radial do ano. Em clima temperado, este tipo de crescimento reflecte-se na formação dos denominados “anéis falsos”, que aparentam ser anéis anuais regulares, mas que, na realidade, não o são. Os anéis falsos resultam de um fluxo excepcional de crescimento na copa superior (actividade dos gomos), embora um efeito dessa natureza nem sempre tenha consequências ao nível do tronco. Os anéis falsos aparecem como uma banda de células com parede

celular espessa numa zona normal de lenho de início de estação (Fig. 7 a, -b, -c), ou como um anel de células com paredes celulares finas inserido no lenho de fim de estação. Nas resinosas são distinguíveis pelo facto de as células de lenho de início de estação se diluírem gradualmente, em ambos os lados, numa banda de lenho de fim de estação (Parham, 1983).

Em árvores de clima temperado, alguns anéis de crescimento poderão não circundar por completo o tronco, diluindo-se no lenho de fim de estação do ano anterior (anéis descontínuos) (Fig. 7 -d), sendo este fenómeno atribuído a uma deficiência local (dormência) no câmbio, e que pode afectar um ou mais anéis (Parham, 1983).

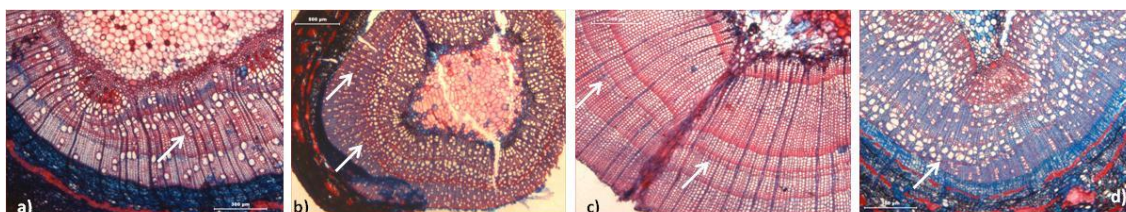


Figura 7 – Presença de anéis falsos (assinalados pelas setas) na a) *Acer pseudoplatanus* (barra: 300 μ m); b) *Populus alba* (barra: 500 μ m); c) *Abies alba* (barra: 300 μ m); d) Anel descontínuo na *Populus alba* (barra: 300 μ m).

5. ESPECIFICIDADES DA ANATOMIA DA MADEIRA DE ESPÉCIES MEDITERRÂNICAS

A primeira tentativa feita para sumarizar as relações entre o ritmo anual da actividade cambial e a origem das espécies na região oriental mediterrânea foi desenvolvida por Fahn (1962). Nas últimas décadas, tem vindo a ser recolhida informação importante sobre o ritmo da actividade cambial de espécies lenhosas mediterrânicas (Liphschitz, et al., 1986).

5.1. O clima mediterrânico

A região mediterrânica é muito sensível às variações climáticas da Europa, norte de África e Ásia. O clima mediterrânico consiste num clima temperado, caracterizado por verões quentes e secos, e por invernos suaves, com um máximo de precipitação pronunciado (Cherubini, et al., 2003; Luis, et al., 2007; Liphschitz, et al., 1986; De Micco, et al., 2009). Na maioria das zonas, a água é abundante no inverno, mas durante a época seca a água torna-se um factor limitante (Cherubini, et al., 2003). Apesar das variações existentes dentro da região mediterrânica, a seca de verão é o factor ecológico que mais influencia o desenvolvimento da vegetação nos ecossistemas mediterrânicos, embora o frio de inverno também possa ter um papel relevante (Cherubini, et al., 2003; Luis, et al., 2007; De Micco, et al., 2009; Liphschitz, et al., 1986)). Em todo o caso, dada a grande variabilidade de condições climáticas vigentes na região mediterrânica, é de esperar grande variabilidade na actividade cambial e, logo, ao nível dos anéis de crescimento (Cherubini, et al., 2003; Liphschitz, et al., 1986).

A actividade vegetativa sob clima mediterrânico nem sempre tem (temporal ou espacialmente) um período de dormência regular, pelo que nem sempre se formam anéis de crescimento anuais. Sob condições climáticas favoráveis (invernos relativamente quentes e Verões relativamente frios e

húmidos) o crescimento radial das árvores pode manter-se ao longo de todo o ano, ao passo que sob condições adversas (sobretudo relacionadas com a seca) a reactivação do câmbio e a produção de madeira podem simplesmente não acontecer (Cherubini, et al., 2003; Luis, et al., 2007).

5.2. Adaptações do xilema à seca sazonal

A resistência à seca envolve muitas adaptações interligadas das propriedades morfoanatômicas e fisiológicas da planta. A arquitectura hidráulica determina, a uma larga escala, a capacidade das espécies para resistir aos períodos de seca (De Micco, et al., 2009), já que no xilema as mesmas estruturas que contribuem para o rápido transporte de água tendem a vulnerabilizar a planta face ao embolismo, e *vice-versa* (Cherubini, et al., 2003; Villar-Salvador, et al., 1997; Fonti, et al., 2007). As plantas lenhosas nas regiões mediterrânicas podem experienciar altas taxas de transpiração por períodos extensos, uma vez que, particularmente na primavera, as condições são de muitas horas de insolação e humidade no solo (Cherubini, et al., 2003). Assim, é importante que as características estruturais destas plantas beneficiem o rápido transporte de água (Fonti, et al., 2007). No entanto, a sazonalidade do crescimento é favorável à formação de embolismos (De Micco, et al., 2009; Cherubini, et al., 2003; Villar-Salvador, et al., 1997). Como resultado do embolismo causado pela seca, a condutância hidráulica e a produtividade das plantas ficam reduzidas (Cherubini, et al., 2003).

Deste modo, espécies adaptadas ao clima mediterrânico possuem anatomia especializada da madeira, apresentando características de dois tipos: promotoras de alta condutividade, para quando existe água suficiente disponível (vasos com grandes diâmetros no lenho de início de estação, placas de perfuração simples, etc.), e características que garantem segurança perante a possibilidade de embolia durante os períodos secos (vasos estreitos de fim de estação, traqueídos vasculares, agrupamento de vasos, etc.) (Cherubini, et al., 2003; De Micco, et al., 2009). Assim, a porosidade em anel e a presença de diferentes classes de dimensão de vasos, são, em geral, importantes para a combinação entre eficiência (vasos largos) e segurança (vasos estreitos ou traqueídos em grande número) no transporte de água (Cherubini, et al., 2003). Contudo, devido ao facto de a resistência à cavitação estar relacionada com o diâmetro dos condutos, o risco de falha no sistema é maior nos anéis em que grande parte da condutividade hídrica depende de poucos vasos com maior diâmetro, como acontece nas espécies com porosidade em anel, onde, para além de tudo, o transporte de água tem lugar apenas no anel mais externo (Fonti, et al., 2007).

A presença de vasos estreitos e numerosos, em zonas áridas, tem vindo a ser interpretada como uma estratégia de segurança da capacidade de condução da planta (Carlquist, et al., 1985; Villar-Salvador, et al., 1997; De Micco, et al., 2009; Cherubini, et al., 2003; Preston, et al., 2006). Os arbustos, dominantes no mediterrâneo tendem a apresentar vasos mais estreitos e curtos, e os ramos têm vasos mais estreitos e curtos do que os troncos, o que estará também relacionado com a idade da

madeira (jovem versus adulta) nos casos de árvores mais antigas, pelo que essas características serão comuns entre as plantas lenhosas do mediterrâneo. Contudo, não existe ainda uma explicação funcional para essas diferenças (Cherubini, et al., 2003; De Micco, et al., 2008).

5.3. Formação de anéis falsos em regiões mediterrânicas

Devido à natureza do próprio clima, a actividade cambial em regiões mediterrânicas pode sofrer duas paragens, que coincidem com a temperatura de inverno, quando esta se torna proibitiva para a continuação do desenvolvimento, e com o período seco e quente de verão (Campelo, et al., 2006; Luis, et al., 2007; DeSoto, et al., 2011). É o chamado duplo-stress mediterrânico, que está na origem da formação de anéis falsos ou duplos (Liphschitz, et al., 1986; Luis, et al., 2007). Estas características, visíveis mediante análise da anatomia da madeira, podem constituir bons indicadores das alterações que lhes deram origem (Luis, et al., 2007). Segundo Campelo et al. (2006), a utilização de características especiais ou anomalias, surge como consequência da dificuldade de extrair informação ecológica, a uma escala intra-anual, através do estudo da espessura dos anéis de crescimento. No entanto, em ambientes mediterrânicos este fenómeno ocorre de forma irregular no espaço (em diferentes locais ao mesmo tempo) e no tempo (no mesmo local em diferentes anos), pelo que é difícil associar uma data à formação dos anéis falsos (Cherubini, et al., 2003; Luis, et al., 2007). igual

14

5.4. Actividade cambial na região mediterrânica

De acordo com Liphschitz & Lev-Yadun (1986), as plantas de ambientes mediterrânicos exibem dois tipos de actividade cambial: 1) tipo “mediterrânico”: a actividade cambial acontece durante a primavera e o verão, sendo o ritmo de actividade idêntico ao dos climas temperados, provavelmente de onde as espécies são originárias, mantendo o ritmo endógeno; 2) tipo “mediterrânico adaptado”: a actividade cambial inicia no outono, quando as temperaturas descem e a época das chuvas começa, e dura até ao início do verão, quando o stress hídrico é maior; quando o inverno é especialmente frio, dá-se uma segunda cessação de actividade; sob condições favoráveis a actividade cambial continua ao longo de todo o ano (Liphschitz, et al., 1986).

Cherubini et al. (2003) reclassificaram as espécies mediterrânicas com base nos tipos de actividade cambial da seguinte forma: 1) tipo “mediterrânico temperado”: árvores com um período de dormência no inverno, dominante nas zonas mais a norte, que formam anéis de crescimento bem distintos; 2) árvores que cessam actividade cambial no verão e que se encontram nas zonas mais a sul e em zonas muito secas; 3) tipo “mediterrânico adaptado”: árvores com dupla paragem de crescimento (inverno e verão), no qual a actividade do câmbio coincide com o ritmo climático, evidenciando anéis-duplos; 4) tipo “mediterrânico húmido”: árvores sem paragens na actividade

cambial ao longo de todo o ano, em que o abastecimento de água possibilita o crescimento contínuo da vegetação ao longo do ano, não havendo formação de anéis.

4. A DENDROECOLOGIA

A dendroecologia, tal como a dendroclimatologia, tem como base de estudo a espessura dos anéis de crescimento, a qual integra todas as influências positivas e negativas que afectam o crescimento da árvore ao longo da estação de crescimento (Schweingruber, 1997, cit. por Eckstein, 2004). Da mesma forma que a espessura, a densidade integra várias características anatómicas da madeira, como a espessura da parede celular e o diâmetro do lúmen (Eckstein, 2004). Embora o reconhecimento do potencial da anatomia da madeira como fonte de informação sobre o clima já venha de trás, esta abordagem tem vindo a desenvolver-se lentamente, devido à falta de técnicas adequadas para a medição e compilação de cronologias longas de características anatómicas (García-González, et al., 2006; Fonti, et al., 2007). Por volta de 1990, com o desenvolvimento da tecnologia automática de análise de imagem, passou a ser possível estabelecer séries temporais suficientemente longas e em número suficiente (Eckstein, 2004).

O estudo da formação da madeira a uma escala intra-anual, produz informação sobre o tempo, taxa e duração das fases individuais do desenvolvimento celular. As várias fases deste processo determinam a estrutura do xilema e, deste modo, as propriedades da madeira e a sua utilização final. Bases de dados extensas contendo dados de vários anos permitem fazer estudos detalhados da resposta da árvore às condições locais, a uma escala global. Fica assim possibilitado o desenvolvimento de modelos de formação da madeira, que poderão ser usados na estimação da produtividade da floresta e das propriedades da madeira, sob diferentes cenários climáticos (Gricar, 2009).

O desenvolvimento de séries de características anatómicas das células do xilema baseia-se em princípios dendrocronológicos bem estabelecidos, como a ocorrência de respostas a estímulos ambientais idênticas em indivíduos a crescer sob as mesmas condições (Fonti, et al., 2007; Schweingruber, 2007). A dendrocronologia consiste no estudo sistemático dos anéis de crescimento das árvores, abrangendo todos os ramos da ciência que se baseiam no anel de crescimento exterior para a datação da madeira (Schweingruber 1996, cit. por (Leal, 2008). Contudo, existem diferenças entre as variáveis tradicionais da dendrocronologia (espessura do anel) e as variáveis relacionadas com a anatomia da madeira, designadamente: a escala, que passa de milímetros para micrómetros; o maior número de observações por anel; e a maior resolução temporal das medições das variáveis anatómicas (intra-anual). Enquanto a dendrocronologia extrai normalmente apenas um valor por anel, que integra o crescimento radial ao longo da estação de crescimento, as medições das variáveis anatómicas da madeira produzem mais dados de diferentes partes do anel de crescimento,

altamente variáveis ao longo das direcções radiais (tempo) e tangenciais (espaço) (Fonti, et al., 2007). Se o objectivo for a obtenção de séries anuais de variação das características anatómicas da madeira, deverão ser feitas medições a todos os anéis (Fonti, et al., 2007; Schweingruber, 2007).

5. MÉTODOS DE AMOSTRAGEM PARA ESTUDO INTRA-ANUAL DA ACTIVIDADE CAMBIAL

A utilização de amostras cronológicas do tronco para o estudo da actividade cambial remonta ao século XIX, altura em que iniciaram os primeiros trabalhos sobre a formação da madeira (Forster, et al., 2000). Já nesta altura o impacto da amostragem sobre o crescimento da árvore, resultante da lesão deixada, era tido em conta. Nesse sentido, os investigadores tentavam evitá-lo através do espaçamento de pontos de amostragem nas árvores e sua disposição em espiral (Forster, et al., 2000).

Mais tarde, em estudos que focaram o crescimento das árvores, a utilização das verrumas como meio de extracção de amostras foi estigmatizada pelo facto de retirar valor comercial à madeira e de acelerar o crescimento na vizinhança da abertura deixada pela verruma (Laflamme, 1978; Dujesiefken, et al., 1999; Grissino-Mayer, 2003). Os investigadores passaram então a recorrer a dendrómetros (ver Fig. 8) para estudar o crescimento radial. Tratando-se de aparelhos que não têm qualquer influência sobre a actividade do câmbio ultrapassariam a desvantagem do anterior. Contudo, os estudos subsequentes, que recorreram a vários modelos de dendrómetros, deixaram clara a ambiguidade dos resultados obtidos com estes instrumentos, provocada pela ambiguidade associada à interpretação das oscilações sazonais do diâmetro das árvores: crescimento radial ou fluxos de água que levam à dilatação das células do floema e xilema? Na verdade, as diferenças de diâmetro relacionadas com a turgescência das células são, regra geral, bastante superiores às comprovadamente relacionadas com o crescimento radial do tronco (Forster, et al., 2000).

Perante estes resultados, a existência de métodos que permitissem suplantar as desvantagens de ambos os métodos - dendrómetros e extracção de amostras com verrumas - tornou-se essencial para o estudo da formação da madeira (Forster, et al., 2000).

Pelo que foi apurado na bibliografia, recorre-se actualmente a três métodos diferentes no estudo da actividade cambial intra-anual: os dendrómetros, o método *pinning* e a extracção de microamostras (*microsampling*). As microamostras podem consistir em pequenos blocos de material lenhoso do tronco contendo o crescimento do ano (*intact tissue sampling method*), ou em microamostras cilíndricas (*microcores*) (Rossi, et al., 2006). Em seguida faz-se uma breve descrição de cada método, seus princípios e formas de aplicação.



Figura 8 – Exemplo de um dendrómetro de banda. Fonte: <http://www.ictinternational.com.au/dr26.htm>. 28.10.2011

5.1. Utilização de dendrómetros

Os estudos sistemáticos do crescimento radial do tronco eram inicialmente desenvolvidos com instrumentos manuais de medição, como fitas de diâmetro ou compassos de espessura. No entanto, estes métodos mostraram-se ineficazes na avaliação das flutuações de crescimento mais subtis que ocorrem durante o período de um dia. Por outro lado, a imprecisão associada aos resultados da sua aplicação contribuiu para a necessidade de instrumentos de medição que se mantivessem permanentemente fixos na árvore. Esses instrumentos denominam-se dendrómetros ou dendrógrafos e foram desenvolvidos no final do século XIX (Breitsprecher, et al., 1975).

A grande vantagem deste aparelho é providenciar as condições necessárias para a construção de séries temporais contínuas do crescimento intra-anual do tronco, que traduz a divisão celular e o alargamento das células de xilema e floema (Deslauriers, 2003). Contudo, considerando a pequena fracção da alteração radial diária que corresponde de facto à divisão celular, o alargamento das células será o maior factor actuante na oscilação diária de diâmetro (que pode dever-se à dinâmica hídrica do sistema condutor). Os dendrómetros não diferenciam a origem dos aumentos de diâmetro, não registando, portanto, o verdadeiro crescimento radial, que corresponde a uma reacção irreversível do tronco. Segundo Deslauriers (2003) e Deslauriers (2007), este pode ser estimado, removendo as reacções reversíveis não desejadas. Por outro lado, a comparação dos dados extraídos do dendrómetro com dados resultantes da análise das células, de forma a identificar eventos fenológicos cruciais (p. ex. a activação e cessação de actividade do câmbio) poderá ajudar a suplantear essa lacuna (Gruber, et al., 2009).

5.2. O método de marcação cambial (*pinning*)

A técnica de marcação do câmbio foi inicialmente introduzida por Wolter (1968) e tem sido usado ao longo dos anos em vários estudos (Nocetti, et al., 2008; Gricar, 2007; Seo, et al., 2007; Funada, et al., 1990; Denne, et al., 1994; van der Werf, et al., 2007; Schmitt, 2004; Grotta, et al., 2005). O método consiste na inserção de uma espécie de agulha (o *pin*) a intervalos regulares ao longo da estação de crescimento através da casca do tronco, atravessando o câmbio e atingindo as primeiras camadas do

xilema (Nocetti, et al., 2008). Como consequência, a formação de madeira cessa na vizinhança do canal deixado pela agulha, mas mantém-se em zonas mais distantes, onde o câmbio activo continua a produzir células, que surgem modificadas (tecido de ferida). Esta degeneração imediata dos tecidos lenhosos provocada pela introdução da agulha é posteriormente usada para analisar o decorrer da formação da madeira (Makinen, et al., 2008; Nocetti, et al., 2008). Para posterior análise do tecido segue-se um dos seguintes métodos: derrube da árvore sob estudo e excisão da secção do tronco com a marcação feita com o *pin*; ou remoção do canal deixado pela agulha, feita directamente na árvore em pé, com a ajuda de um formão (Seo, et al., 2007). Em seguida, o processo de análise consiste em observações microscópicas de preparações feitas com o material extraído (Makinen, et al., 2008).

As desvantagens do método, reportadas pelos seus utilizadores, passam pelo tempo necessário em laboratório na preparação do material, e pelo facto de o método requerer conhecimento aprofundado sobre a reacção anatómica a lesões mecânicas das espécies sob estudo (Gricar, 2007; Seo, et al., 2007).

5.3 Métodos de microamostragem (*microsampling*)

A microamostragem consiste na extracção de pequenas amostras de madeira e casca da circunferência do tronco da árvore, contendo portanto floema, câmbio e xilema. O processo decorre com recurso a vários métodos e ferramentas adaptadas ao propósito ou criadas especificamente para esse fim. Assim, agulhas cirúrgicas ósseas, martelos e formões bem afiados e agulhas de *Trapsystem* têm vindo a ser adaptados para a colheita de amostras (Fraser, 1952; Waisel, et al., 1965; Sundberg, et al., 1993; Antonova, et al., 1993; Baucker, et al., 1998; Rao, et al., 2001; Makinen, et al., 2003; Rossi, et al., 2006; Deslauriers, et al., 2005; Nojd, et al., 2008). O martelo de incremento, o perfurador de incremento e o *Trephor*, são exemplos de ferramentas desenhadas especificamente para a recolha de amostras com o objectivo da análise intra-anual do processo de formação da madeira (Gricar, 2009; Forster, et al., 2000; Rossi, et al., 2006; Fonti, et al., 2007).

Em seguida faz-se uma breve descrição dos três métodos que utilizam ferramentas especificamente criadas para a obtenção de microamostras. Optou-se por fazer referência igualmente ao método de extracção de blocos de tecido do tronco (*Intact Tissue Sampling Method*), apesar de ser aplicado com recurso a ferramentas não específicas e de as amostras recolhidas não serem micro (blocos de cerca de 1 cm³), pela frequência com que é referido na bibliografia como método para extracção de amostras.

5.3.1 *Extracção de blocos de madeira (intact tissue sampling method)*

Esta técnica consiste na extracção de pequenos blocos de madeira intacta, incluindo o câmbio e a casca, com o auxílio de ferramentas como o formão e o martelo (Gricar, 2007).

Gricar et al. (2007) testaram a qualidade dos resultados obtidos com este método de amostragem para o estudo da dinâmica cambial, concluindo ser um método que se adapta perfeitamente ao objectivo. Contudo, a dificuldade de extracção de amostras aptas para a análise do câmbio, sobretudo quando extraídas na época de crescimento, constituiu a parte crítica da aplicação do método. De facto, quando o meristema se encontra activo, a camada cambial é muito frágil, sendo passível de fácil ruptura quando submetida a pressão mecânica (Gricar, 2007).

Vários autores referem o recurso a este método de extracção de amostras para o estudo do desenvolvimento da madeira ao longo da estação de crescimento, assim como para o estudo do desenvolvimento do floema (Fraser, 1952; Sundberg, et al., 1993; Rao, et al., 2001; Begum, et al., 2010; Gricar, et al., 2008; Waisel, et al., 1965; Quilhó, et al., 2003; Rao, et al., 1999).

5.3.2 *Extracção de micro-verrumbadas (microcoring)*

5.3.2.1 *Perfurador de incremento (increment puncher)*

O perfurador de incremento, desenhado por Forster et al. (2000), é um instrumento que permite a extracção de amostras de xilema e casca do tronco ou de ramos da árvore, para o estudo do crescimento radial (ver Fig. 9).

Forster et al. (2000) testaram e avaliaram o aparelho, concluindo que a reacção da árvore à pequena ferida (formação de tecidos traumáticos) deixada pelo perfurador abrange apenas uma pequena área (circunferência de 1 cm de raio) em torno do ponto da lesão. É, assim, possível a sua utilização sucessiva numa área relativamente pequena do tronco, permitindo a extracção de várias amostras de várias árvores, em vários locais com diferentes características, em simultâneo (Forster, et al., 2000).

Até à data da publicação (2000) o perfurador de incremento já tinha sido experimentado com sucesso em diferentes espécies, tanto folhosas como resinosas. Ao longo das experiências os seus autores concluíram não ser viável a sua utilização em madeira muito dura (Forster, et al., 2000). Desde então vários autores recorreram ao perfurador, obtendo resultados satisfatórios no que se refere ao estudo da actividade cambial (Brauning, et al., 2006; Rossi, et al., 2006; Zweifel, et al., 2001; Gall, et al., 2002; Muterthies, 2003; Handa, et al., 2006; Heinrichs, et al., 2007; Heinrich, et al., 2007; Deslauriers, 2003). Deslauriers (2003), pelo contrário, optou pela utilização de agulhas de cirurgia óssea na extracção de microamostras, em detrimento do perfurador de incremento, justificando a preferência com o menor diâmetro da ferida deixada no tronco.

5.3.2.2 *Trephor*

O *Trephor* é uma ferramenta usada na extracção de micro-verrugas, formada por um tubo cilíndrico, cuja extremidade em forma de formão permite a extracção de microamostras de 2 mm de diâmetro (ver Fig. 9). O tubo cortante é inserido no tronco apenas com a ajuda de um martelo. A amostra extraída é formada por duas partes diferindo em consistência e densidade: uma consistente que corresponderá ao xilema e outra parte mais frágil que corresponderá ao câmbio, floema e células em diferenciação. Uma vez obtida, a amostra é preparada para posterior observação microscópica, sendo seccionada com micrótomo, posteriormente corada e montada em lâmina (Rossi, et al., 2006).

O *Trephor* pretendeu superar as dificuldades encontradas na extracção de microamostras com outros métodos similares, de entre as quais se destaca a compressão das células aquando da extracção da amostra do interior do aparelho utilizado. Por outro lado, a sua utilização é eficaz tanto em resinosas como em espécies folhosas (Rossi, et al., 2006).

Desde a sua criação em 2006, o *Trephor* foi usado por vários investigadores, com comprovado sucesso (Marion, et al., 2007; Krepkowsky, et al., 2011; Gruber, et al., 2009; Rossi, et al., 2008).

5.3.2.3 *Martelo de incremento (increment hammer)*

O martelo de incremento é formado por uma cabeça esférica com um tubo cortante, estabelecendo um ângulo recto com o cabo de metal (ver Fig. 9). A microamostra é extraída pressionando o tubo com força no tronco e posteriormente retirada do tubo com a ajuda de uma haste de limpeza. Não existem muitos registos de utilização desta ferramenta na bibliografia, o que leva a crer ser um método pouco utilizado na extracção de amostras para estudo da actividade cambial. Ainda assim, registaram-se alguns trabalhos que recorreram ao martelo de incremento (Ryan, et al., 1988; Redfern, et al., 2003; Redfern, et al., 1997; Lentile, et al., 2005), recaindo as críticas sobre: o tempo necessário para a extracção das amostras do aparelho (Lentile, et al., 2005), a facilidade com que se comprimem as células do floema aquando da extracção da amostra do tubo, e a dificuldade em precisar o ponto de amostragem, que está dependente da habilidade e pontaria do utilizador (Rossi, et al., 2006).

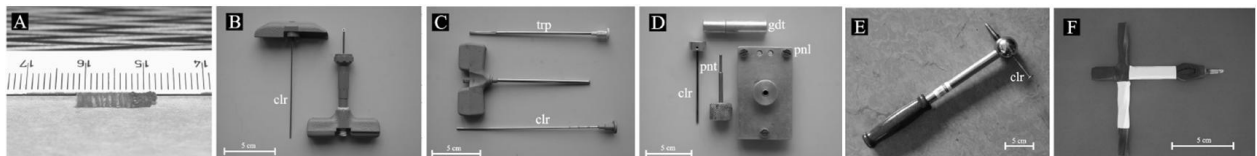


Figura 9 – a) Microverruga; b) Agulhas cirúrgicas ósseas e vara de desobstrução (clr); c) Agulha de Trapsystem e varas de desobstrução (clr); d) Perfurador de incremento, vara de desobstrução (clr), Tubo do perfurador (pnt), instrumento de orientação (gdt), painel (pnl); e) Martelo de incremento e vara de desobstrução (clr); f) Trephor. Fonte: (Rossi, et al., 2006)

6 APRESENTAÇÃO DO MÉTODO DA RECOLHA MENSAL DE RAMINHOS

Face ao crescente interesse na pesquisa intra-anual da xilogénese, existe ainda escassez de métodos e ferramentas específicas para extracção de microamostras, e, mesmo aqueles que existem e têm vindo a ser usados em diferentes situações, não têm a sua eficácia e utilidade devidamente comprovadas, existindo poucos pormenores de utilização disponíveis até à data (Rossi, et al., 2006). De entre a bibliografia consultada foram encontrados apenas dois trabalhos feitos nesse sentido, designadamente os trabalhos de Forster et al. (2000), que criaram e avaliaram uma nova ferramenta de extracção de amostras, o perfurador de incremento e de Rossi et al. (2006), que criaram e avaliaram a performance do Trephor. Outros autores avaliaram posteriormente a sua aplicação a casos específicos (Marion, et al., 2007).

O estudo presente, que foca igualmente o crescimento secundário ao longo da estação de crescimento, teve como base de amostragem a copa, ao contrário dos métodos expostos em que as amostras são retiradas do tronco da árvore. Foram recolhidos raminhos da copa com três anos de idade, uma vez por mês ao longo da estação de crescimento. Ao estipular os três anos pretendeu-se maximizar a uniformidade entre amostras, e, por outro lado, manter a referência dos primeiros anos para fins de comparação. O primeiro ano do raminho é registado na madeira de forma muito particular uma vez que se trata do primeiro anel a formar-se em redor da medula, tendo uma configuração muito singular e pouco passível de generalização aos restantes anos. O segundo anel serve então como referência e meio de comparação. Por outro lado não se recorreu a raminhos mais velhos pelo maior impacto que teria sobre a árvore: geralmente, quanto mais velho o raminho maior será o seu diâmetro, e maiores poderão vir a ser também as consequências da sua extracção.

O facto de se utilizar essencialmente madeira jovem (raminhos da copa) neste estudo leva à impossibilidade de generalização dos resultados obtidos para as restantes partes da árvore, nomeadamente o tronco, devido às diferenças físicas, químicas e anatómicas encontradas na madeira jovem e adulta (Bao, et al., 2001; Schweingruber, 2007).

O método aqui utilizado destaca-se, relativamente a outros métodos referidos, pela facilidade na recolha de amostras, pelo menor impacto esperado sobre a árvore face a outros métodos de recolha de material lenhoso, por permitir recolher tecidos intactos, pelo facto de poder ser aplicado com a mesma facilidade a espécies resinosas e folhosas, e, finalmente, pelo baixo custo, já que as ferramentas de extracção necessárias se resumem a uma tesoura de poda. O tratamento das amostras não difere de outros métodos. Os estudos da actividade cambial são, regra geral, desenvolvidos em zonas climáticas com estações de crescimento relativamente curtas. Nas condições em que se desenvolve este estudo, a estação de crescimento é longa, sendo necessário

recolher um maior número de amostras, o que pode resultar em maior dano para a árvore. Assim, um método que minimize o impacto sobre a árvore revela ser do maior interesse.

A utilização de raminhos no estudo da anatomia da madeira ou dos meristemas secundários não constitui completa novidade. No entanto, cerca de metade dos poucos trabalhos encontrados que referem esta abordagem como método, remontam ao século passado, aos anos 70 e 80. Apenas quatro dos nove artigos encontrados com referência à utilização de raminhos como amostras têm datas mais recentes (de 2004 a 2010). De entre estes mais recentes, apenas num dos estudos a recolha de raminhos é feita para o estudo anatómico da actividade cambial (Rajpur, et al., 2005). Nos restantes, embora os raminhos sejam o foco da pesquisa, os objectivos propostos são outros (Graça, et al., 2004; Fuchs, et al., 2010; De Micco, et al., 2009). De entre os artigos mais antigos encontrados, todos (Amobi, 1974; Lu, et al., 1975; Fahn, et al., 1968; Liphshitz, et al., 1984) excepto um (Tippett, et al., 1981) versam sobre a actividade cambial de diferentes espécies.

Face à pequena quantidade de literatura encontrada, depreende-se não ter sido ainda realizada uma avaliação do método de análise da madeira de raminhos da copa, com o objectivo de estudar a actividade cambial e a formação do anel de crescimento. Neste trabalho espera-se conseguir um primeiro avanço nesse sentido. Efectivamente, fez-se um acompanhamento mensal do desenvolvimento lenhoso e da actividade cambial em amostras compostas por raminhos de várias espécies resinosas e folhosas, crescendo sob a influência de clima mediterrânico, pretendendo-se, entre outras coisas, testar a aplicação do método a essas condições.

III. MATERIAL E MÉTODOS

1. Descrição do local de estudo

O local de estudo está situado em Lisboa, Portugal (38° 42' N; 9° 10' W). A posição de Lisboa, à beira do estuário do Tejo e próxima do oceano mas, ao mesmo tempo, dele isolada pela Serra de Monsanto a Ocidente, pelas elevações que constituem a Serra da Carregueira a NW e pela Serra de Sintra, mais distante, confere características peculiares ao clima da zona (Alcoforado, et al., 2005). Segundo a classificação de Koppen é um clima mesotérmico húmido, com estação seca no verão, com temperatura do mês mais frio superior a 10°C, e do mês mais quente menor ou igual a 22°C (Medina, 1973).

A amostragem foi realizada na Tapada da Ajuda, antiga tapada real e actual parque botânico com cerca de 100 hectares, que integra, para além de uma grande diversidade de espécimes botânicos, vários edifícios, de onde se destaca o Instituto Superior de Agronomia. Encontra-se envolvida a Norte pelo Parque Florestal de Monsanto e a Sul pelo Bairro de Santo Amaro e Alcântara, encontrando-se a uma altitude de cerca de 140 metros (<http://www.oal.ul.pt/index.php?link=localizacao>. 10.09.2011). Do ponto de vista pedológico, a Tapada é caracterizada por solos de textura fina ou média a fina, derivados de tufo vulcânicos ou de basaltos, frequentemente com calcário nos horizontes inferiores, ou de rocha calcária (em muito menor extensão).

Com base no trabalho de Medina (1973), foram identificados na Tapada da Ajuda os seguintes solos, usando a classificação WRB 2006 (USS Working Group, 2006):

- Leptosolos Vérticos ou Háplicos (Êutricos, Húmicos ou Calcáricos);
- Vertissolos Háplicos (Êutricos ou Calcáricos);
- Cambissolos Vérticos ou Háplicos (Calcáricos ou Êutricos);
- Legossolos Lépticos (Êutricos, Húmicos ou Calcáricos).

A formação climática dominante da área onde se situa a Tapada da Ajuda, corresponde a matas de *Quercus faginea* associado a *Olea europaea* var. *sylvestris*. Nas zonas de cota mais elevada considera-se terem existido matas de *Quercus pyrenaica* (Medina, 1973). Actualmente, a tapada apresenta uma multiplicidade grande de espécies arbóreas e arbustivas (mais de 200 espécies no elenco florístico), que tornam este espaço um autêntico parque botânico, onde se podem encontrar espécies características do clímax da zona, jardins arboretos diversos, viveiros florestais, terrenos de cultura (pomares, vinhas, prados, culturas arvenses e hortícolas) e diversas espécies domésticas e silvestres características. De entre o estrato arbóreo destaca-se a *Olea europaea* L. var. *sylvestris*, e outras espécies como o *Pinus pinea* e o *Pinus halepensis*, o *Cupressus lusitanica*, uma mancha de *Quercus suber*, e várias espécies de eucaliptos (<http://www.isa.utl.pt/home/node/1240>. 28.10.2011).

Em termos climáticos, o ano de 2010, na Tapada da Ajuda, foi um ano húmido e com temperaturas dentro da média dos dez anos anteriores, exceptuando no verão, em que os meses de Julho e Agosto registaram temperaturas acima da média. Em seguida (Quadro 1) apresentam-se os dados climáticos do ano de 2010 (temperatura e precipitação), obtidos na estação meteorológica da Tapada, agrupados em médias mensais.

Quadro 1 – Dados climáticos da Tapada da Ajuda (P- precipitação; T - temperatura) relativos ao ano de 2010.

2010	Janeiro	Fevereiro	Março	Abril	Maió	Junho	Julho	Agosto	Setembro	Outubro	Novembro	Dezembro
T (°C)	12,1	11,7	13,4	17,1	17,5	20,5	24,8	25,6	21,5	17,5	14,5	12,3
P (mm)	133,4	144,4	143,2	71,9	21,7	22,5	0,0	0,8	4,0	204,3	125,6	192,0

O local de estudo foi seleccionado tendo em conta alguns factores, entre os quais a facilidade logística, uma vez que a pesquisa se desenvolve num dos laboratórios do Centro de Estudos Florestais do Instituto Superior de Agronomia (Dendroport – Laboratório de dendrocronologia). Tendo como objectivos a experimentação de metodologias e de sujeitos do estudo (neste caso espécies arbóreas), foi necessário encontrar um local que providenciasse as condições necessárias ao desenvolvimento do trabalho, minimizando em simultâneo os recursos necessários. Neste contexto, a Tapada da Ajuda revelou-se, pela referida diversidade botânica e proximidade ao laboratório, o local ideal para o estudo em questão.

2. Descrição do método

A amostragem foi feita mensalmente e consistiu na recolha de raminhos de três anos de idade, de 12 espécies (*Abies alba* Mill., *Acer pseudoplatanus* L.; *Cupressus sempervirens* L., *Ceratonia siliqua* L., *Pinus pinea* L., *Schinus terebinthifolius* Raddi, *Olea europaea* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl, *Populus alba* L., *Quercus suber* L., *Eucalyptus globulus* Labill. e *Acacia melanoxylon* R.Br.) seleccionadas tendo em conta a sua abundância na paisagem portuguesa e a sua existência na Tapada. A idade dos raminhos foi estimada pelo número de cicatrizes da escama dos gomos formados anualmente e que resulta no crescimento vertical dos raminhos (Schweingruber, 2007). Assim, contaram-se três cicatrizes para trás desde a extremidade do raminho, cortando com uma tesoura de poda a porção formada há três anos. A amostragem foi feita mediante a selecção de até três árvores por espécie, recolhendo-se aleatoriamente três amostras por indivíduo. Com o período de amostragem pretendeu-se cobrir a estação de crescimento, que, em zonas temperadas corresponde ao período entre a primavera e o outono. Desta forma a primeira recolha foi feita em Março de 2010, seguindo um carácter mensal até Dezembro do mesmo ano.

No final de cada amostragem, os raminhos foram colocados em frascos de plástico contendo álcool etílico a 40% para sua conservação, e devidamente identificados, como descrito por Schweingruber (2007).

No decorrer da amostragem houve a necessidade de cessar a recolha de amostras de algumas espécies devido, entre outros factores, à sua aparente decadência. Desta forma as espécies *Q. suber* e *E. globulus* deixaram de ser amostradas conforme o protocolo: a amostra de *Q. suber* passou a ser constituída por apenas duas árvores e a amostragem de *E. globulus* teve de ser interrompida uma vez que era constituída por árvores muito jovens, sem grande vigor, que após seis recolhas deixaram de ter raminhos intactos ao alcance do investigador. Outras espécies, como *P. pinea*, *A. alba*, *C. siliqua*, *A. melanoxydon*, *A. pseudoplatanus*, *C. sempervirens* ou a *S. terebinthifolius* não foram amostradas na sua totalidade (3 árvores) pela inexistência de espécimes em quantidade suficiente na Tapada, que estivessem em situação acessível e em condições de desenvolvimento mais próximas possível do ambiente natural (com o mínimo de perturbações antrópicas – estradas ou muros que perturbem o desenvolvimento das raízes, desbastes, etc.). A amostragem de *A. melanoxydon* foi interrompida na 5ª recolha devido ao desaparecimento da marca deixada na árvore (fita de sinalização) na sequência de um desbaste (ver Quadro 2).

Quadro 2 – Espécies amostradas ao longo de todo o período e número de árvores amostradas

Espécies	<i>A. alba</i>	<i>A. melanoxydon</i>	<i>A. pseudoplatanus</i>	<i>C. sempervirens</i>	<i>C. siliqua</i>	<i>E. globulus</i>	<i>F. angustifolia</i>	<i>P. pinea</i>	<i>S. terebinthifolius</i>	<i>P. alba</i>	<i>Q. suber</i>	<i>O. europaea</i>
Nº árvores amostradas	2	3	2	2	1	3	3	1	1	3	2	3
Amostragem total (s/n)	S	N	S	S	S	N	S	S	S	S	S	S

Após a recolha foram efectuadas secções transversais dos raminhos com uma espessura média de 15 µm, recorrendo a um micrótomo GSL1 (MICROT L) (Fig. 10 –a, -b). Cada secção foi corada utilizando uma solução de safranina e azul astral numa razão de 1:1. O azul astral (*astra blue*) e a safranina prepararam-se conforme descrito por (Quilhó, 1998).

A safranina cora a lenhina de vermelho, permitindo a distinção entre as células lenhificadas do xilema e as não lenhificadas do floema, estas últimas coradas de azul pelo azul astral. Para a aplicação do corante cada secção foi embebida com a solução de safranina e azul astral directamente sobre a lâmina, deixando-se actuar cerca de 5 minutos. Em seguida efectuaram-se três lavagens: a primeira com água da torneira, a segunda com álcool etílico a 75% e a terceira com álcool etílico a 96%, com o fim de extrair o excesso de corante e desidratar as células para posterior observação ao microscópio óptico.

Seguidamente montaram-se de forma permanente as secções em suporte de vidro (lâmina / lamela), usando um meio de montagem baseado em xilol (Eukitt; O. Kindler GmbH, Freiburg, Germany), passando-se em seguida à sua observação e digitalização (Figs. 10 –c, -d, -e, -f).

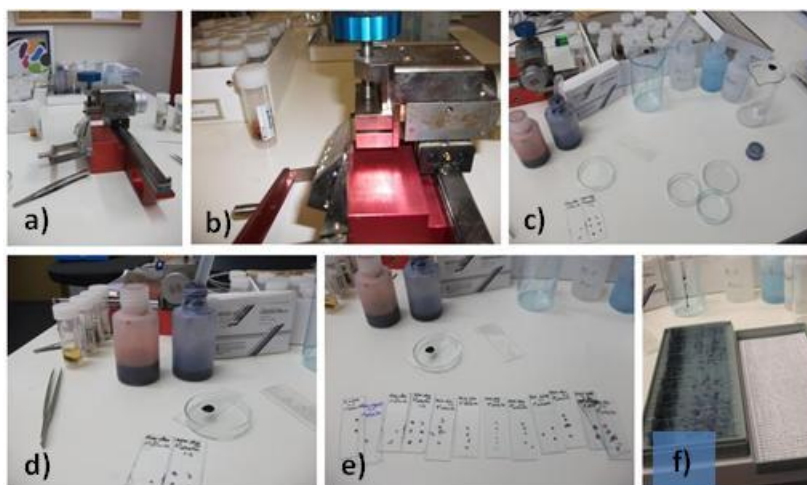


Figura 10 – Processo de corte dos raminhos e de preparação de lâminas para observação microscópica. a) Micrótopo; b) Micrótopo com a amostra inserida pronta para corte; c) Coloração das amostras; d) Coloração das amostras, lâmina com amostra embebida no corante; e) Lâminas prontas para observação devidamente identificadas; e) Porta lâminas.

As imagens foram fotografadas com uma câmara LEICA DFC 320, acoplada a um microscópio óptico LEITZ 22 EB, utilizando uma ampliação de 2,5 a 20 vezes nas objectivas e de 12,5 vezes nas oculares (Fig. 11). Para a obtenção dos ficheiros de imagem foi utilizado o software LEICA QWin PLUS V 3.5.0.



Figura 11 - Equipamento de análise microscópica de imagem.

Geralmente utiliza-se luz de transmissão normal, aparecendo as células não lenhificadas a azul, e as lenhificadas a vermelho (Schweingruber, et al., 2006). No entanto, nas situações em que se demonstrou ser relevante, foram utilizados filtros para incidir luz polarizada sobre as amostras. Um filtro polarizador é colocado sobre a lâmina (ou preferencialmente por baixo da ocular, no interior do microscópio), e o outro na fonte de luz existente por baixo da objectiva. Rodando um dos filtros, as células com parede secundária aparecem iluminadas, e as estruturas celulares com orientação das fibrilas desordenada desaparecem (ver Fig. 12) (Schweingruber, 2007). O fenómeno baseia-se no facto de as células com as fibrilas ordenadas exibirem bi-refringência, ou refração dupla, quando iluminadas com luz polarizada. Tal efeito consiste na decomposição de um raio de luz em dois raios

aquando da sua passagem através de determinados tipos de material. Assim, paredes primárias e terciárias (S1 e S3) e células de parênquima com construção fibrilar não-cristalina aparecem escuras, ao passo que todas as células com paredes secundárias (S2) e fibrilas paralelas e ordenadas, aparecem mais claras, podendo assim destacar-se nas fotografias diferentes fases de diferenciação das células derivativas do câmbio vascular (Schweingruber, 2007). Esta técnica é útil na análise das fases de desenvolvimento e degradação da parede secundária, em tecido vascular secundário (Schweingruber, et al., 2006).

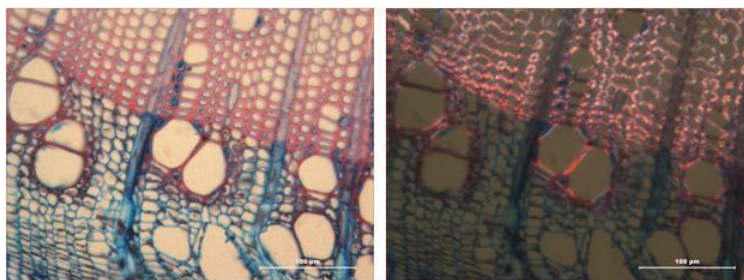


Figura 12 – Efeito da utilização de luz polarizada numa amostra de *Acer pseudoplatanus*, recolhida em Abril. a) Amostra sob luz “normal”; b) Sob luz polarizada. A zona não evidenciada pela luz corresponde às células em que a formação da parede secundária (com microfibrilas ordenadas) ainda não iniciou.

Em seguida passou-se à análise das secções transversais dos raminhos das várias espécies, ao longo da qual se pretendeu caracterizá-las no que concerne à formação da madeira, designadamente nos seguintes pontos: formação de anéis; início de actividade cambial, formação de lenho de reacção, formação de anéis falsos ou ocorrência de outras flutuações intra-anuais de densidade, agrupamento de vasos e período de cessação de actividade.

Formação de anéis

Teve-se em atenção a ocorrência ou não de anéis de crescimento. Nos casos em que os anéis ocorrem, registou-se a maior ou menor dificuldade em distingui-los, através da observação do tipo de transição (se abrupta ou gradual) das células de fim de estação de um ano para as células de início de estação do outro.

Início de actividade cambial

As seguintes características foram associadas ao câmbio activo: zona cambial extensa, com mais de três camadas de células (câmbio mais derivativas); células do câmbio amplas, aparentemente túrgidas; ocorrência visível de divisões celulares; presença de células em diferentes fases de maturação. Esta última característica torna-se distinta através da utilização das duas técnicas de observação, acima descritas: a coloração das células, a qual vai possibilitar distinguir as células com e sem lenhina na parede das células, e a aplicação da luz polarizada. A presença de lenhina pode ser associada às fases finais do processo de maturação das células precursoras do xilema, relacionando-se com a parede celular secundária completa, sendo a célula, nessa fase, já parte integrante do

xilema secundário (células lenhificadas que aparecem a vermelho na técnica utilizada). Por outro lado, a aplicação da luz polarizada permite a diferenciação de células com parede celular secundária já iniciada, ou ainda em fase anterior. Desta forma podem distinguir-se as várias fases de maturação das células precursoras do xilema, nomeadamente a deposição e espessamento da parede celular.

Formação de lenho de reacção

Identificaram-se as espécies que formam lenho de reacção, destacando as particularidades do tecido de reacção formado em cada uma delas: tipo de células, local de formação, frequência do fenómeno e abundância do tecido de reacção ao longo da secção transversal. Identificaram-se igualmente as espécies em que ocorre a presença de fibras liberiformes.

Agrupamento de vasos

Nas espécies de folhosas analisou-se o tipo de vasos – pequenos, médios ou grandes - e a forma como se dispõem nos anéis – se solitários ou em grupo. No caso de a configuração dos vasos corresponder a agrupamentos, caracterizou-se o tipo de grupo, no que toca a direcção (se existir) da sua formação, a forma dos grupos e o local onde se colocam no anel. Foi também observada a frequência e densidade relativas dos vasos solitários e dos agrupamentos no tecido lenhoso.

Formação de anéis falsos ou ocorrência de outras flutuações intra-anuais de densidade

Através da observação dos vários anéis dispostos nas amostras dos raminhos de cada uma das espécies, identificaram-se as situações em que ocorre formação de falsos anéis, outras variações de densidade do tecido xilémico e anéis descontínuos. Os falsos anéis foram identificados pela presença de células de início de estação que se destacam no lenho de fim de estação, ou vice-versa. As variações de densidade são fenómenos semelhantes mas que não chegam a formar-se ao longo de todo o perímetro do raminho. Os anéis descontínuos correspondem a anéis anuais cuja formação é assimétrica, não chegando a abranger todo o perímetro do raminho.

Cessação de actividade

A ausência das características da zona cambial associadas à existência de actividade cambial, acima descritas, foi aqui utilizada como indicador de inactividade. Assim, considerou-se que uma zona cambial estreita (com cerca de duas a três células de espessura), com células igualmente estreitas e lúmenes relativamente pequenos, corresponde a uma zona cambial inactiva. A presença de células derivadas do câmbio em processo de maturação, quando aparentemente já não ocorrem divisões celulares, foi incluída no que se denominou “período de actividade cambial”. Assim, sempre que na zona cambial se verificou a presença destas células, considerou-se existir actividade.

No anexo IV encontra-se uma breve descrição das dez espécies estudadas.

IV. RESULTADOS

O estudo incidiu sobre dez espécies, três resinosas (*Abies alba*, *Pinus pinea* e *Cupressus sempervirens*) e sete folhosas (*Acer pseudoplatanus*, *Ceratonia siliqua*, *Fraxinus angustifolia*, *Populus alba*, *Olea europaea*, *Quercus suber* e *Schinus terebinthifolius*). As três resinosas são árvores de folha persistente, três das folhosas têm folha caduca (*A. pseudoplatanus*, *P. alba* e *F. angustifolia*), e as restantes têm folha persistente. Durante o processo de observação e análise das secções transversais dos raminhos amostrados ao longo da estação de crescimento, verificaram-se perturbações anatómicas no xilema secundário de algumas espécies que dificultaram a sua análise.

1 Formação de anéis

Verificou-se que todas as espécies observadas formam anéis de crescimento, exceptuando a *S. terebinthifolius* cujo limite da zona de crescimento é raramente perceptível. No entanto, para além das diferenças ao nível da estrutura celular dos anéis, designadamente da porosidade, no caso das folhosas, registaram-se também diferenças no seu limite entre espécies. Por outro lado, e uma vez que se verificou a presença de anéis falsos e de abundante lenho de reacção em todas as espécies, não foi possível determinar se os anéis observados correspondem a um ano de crescimento.

De entre as dez espécies estudadas, as seguintes apresentaram anéis bem definidos: *A. alba* (resinosa), e *A. pseudoplatanus*, *C. siliqua*, *F. angustifolia* e *Q. suber* (folhosas).

A *A. alba* é a espécie em que os anéis e os seus limites melhor se distinguem. O número de camadas de células de fim de estação varia, principalmente quando há formação de lenho de compressão, em que as células associadas à reacção da árvore se confundem com o lenho de fim de estação (Fig. 13). Contudo, quando o anel é formado apenas por lenho normal, o lenho de fim de estação corresponde a cerca de quatro camadas de traqueídeos de menores dimensões e com paredes espessas. A transição de lenho de início para lenho de fim de estação é abrupta. Embora os anéis em *A. alba* sejam muito nítidos, não foi possível associá-los a um período anual, uma vez que é frequente a presença de falsos anéis e de “anéis de compressão”, ou seja, anéis que se formam de forma assimétrica e que são, quase na totalidade, constituídos por lenho de compressão.

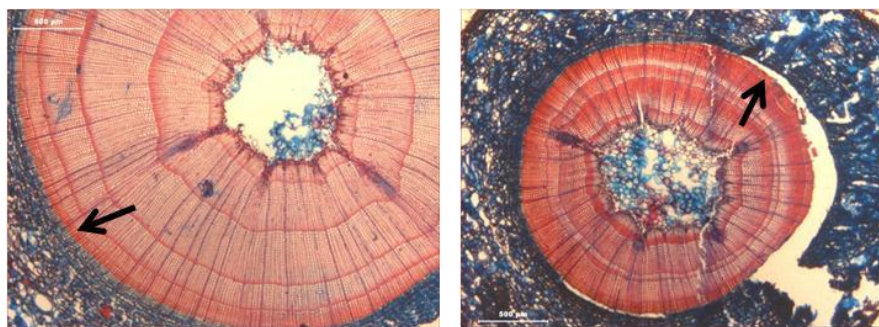


Figura 13 – Anéis e formação de anéis de compressão na *Abies alba* (setas). a) Amostra recolhida em Julho, a meio da estação de crescimento. b) Amostra recolhida em Agosto, mais próximo do fim de estação (barras: 500 µm).

A *A. pseudoplatanus*, embora com porosidade difusa (em algumas amostras, semi-difusa, em que os primeiros vasos da estação são maiores, diminuindo de dimensão de forma gradual ao longo do anel), apresenta baixa densidade de vasos, o que permite fácil visualização e distinção dos limites dos anéis (Fig. 14). Também aqui a formação de anéis falsos suscita dúvidas sobre o carácter anual dos anéis.

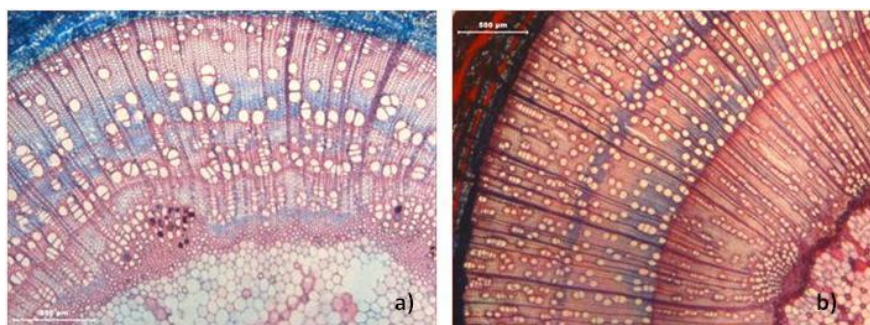


Figura 14 – Distribuição dos poros no xilema secundário da *Acer pseudoplatanus* a) Porosidade aparentemente semi-difusa, amostra recolhida em Agosto (barra: 300 µm). b) Porosidade difusa, amostra recolhida em Março (barra: 500 µm)

Na *C. siliqua* o limite entre anéis é evidenciado por três a cinco camadas de células pouco visíveis. No entanto, a presença de grandes vasos solitários, por vezes agrupados em duas ou três células, no início da estação, facilitam a delimitação dos anéis (Fig. 15).

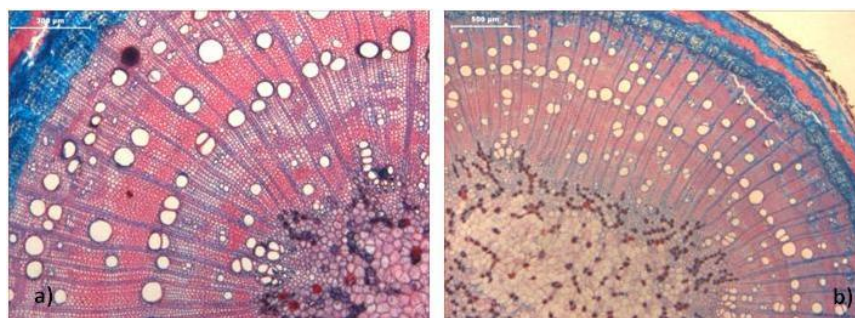


Figura 15 – Lenho de fim de estação pouco nítida, vasos grandes no início da estação que marcam o limite entre anéis na *Ceratonia siliqua*. a) Amostra recolhida em Outubro (barra: 500 µm); b) Amostra recolhida em Julho (barra: 300 µm).

A presença de vasos de grande diâmetro no início da estação, como é também o caso da *Q. suber*, favorece a diferenciação dos anéis. A zona de lenho de fim de estação na *Q. suber* é, no entanto, reduzida (cerca de duas a três camadas de células de fim de estação - mais reduzidas e de parede espessa), tornando a fronteira algo ténue (Fig. 16).

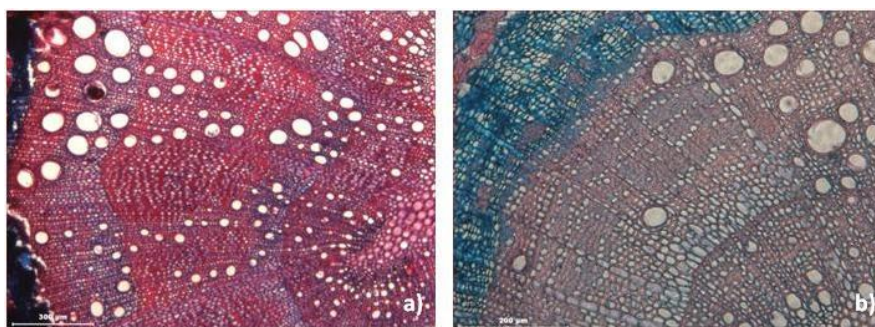


Figura 16- Anéis de crescimento na *Quercus suber*. a) Vasos de maior diâmetro no início da estação facilitam a identificação dos limites dos anéis numa amostra recolhida em Julho, a meio da estação de crescimento (barra: 300 µm); b) Pormenor do limite entre anéis, camada de lenho de fim de estação reduzida numa amostra recolhida em Dezembro, no fim da estação (barra: 200 µm).

Na espécie *F. angustifolia* é possível distinguir com facilidade os anéis, ainda que na maioria das amostras o anel se forme assimetricamente ao longo do perímetro (Fig. 17 –c, -d), aparentemente influenciado pela configuração do raminho. Por outro lado, se a porosidade na maioria das amostras se apresenta em anel (com vasos maiores no início da estação, dispendo-se tangencialmente ao longo do limite do anel) (Figs. 17 –b, -c, -d) noutras amostras apresenta-se difusa, sem diferenças na dimensão dos vasos ao longo do anel (Fig. 17 -a). Nestes últimos casos os limites dos anéis são menos visíveis.

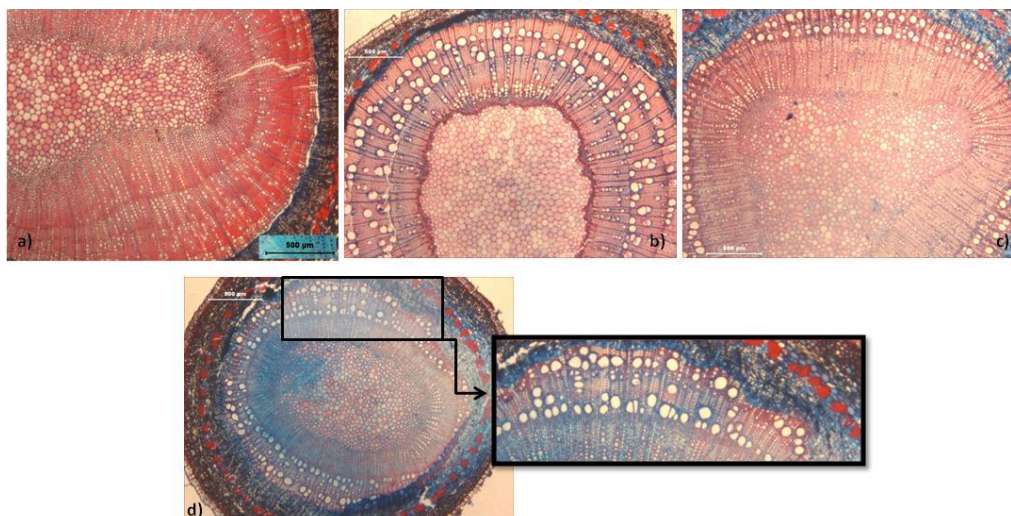


Figura 17 – Porosidade na *Fraxinus angustifolia*: a) Amostra recolhida em Maio, no início da estação de crescimento com porosidade difusa. b) Aparente porosidade em anel numa amostra recolhida em Julho, mais próximo do fim da estação de crescimento; c) Formação assimétrica de anéis numa amostra recolhida em Agosto; d) Actividade cambial diferente ao longo do perímetro numa amostra recolhida em Dezembro, no final da estação de crescimento. Barras: 500 µm.

As restantes espécies estudadas (*P. pinea*, *C. sempervirens*, *S. terebinthifolius*, *P. alba* e *O. europaea*) apresentam anéis pouco nítidos. Na *C. sempervirens*, a formação frequente e abundante de lenho de compressão leva à disposição irregular do xilema secundário, dificultando a definição do limite de cada anel de crescimento (Fig. 18 -a).

Na *P. pinea*, o limite entre anéis é pouco nítido. Nalgumas amostras esse limite é evidenciado pela existência de cerca de três camadas de células mais compactadas, com menor diâmetro de lúmen e

maior espessamento da parede. A presença de lenho de compressão na maioria dos raminhos contribui para a dificuldade encontrada na distinção de anéis (Fig. 18 –b, -c).

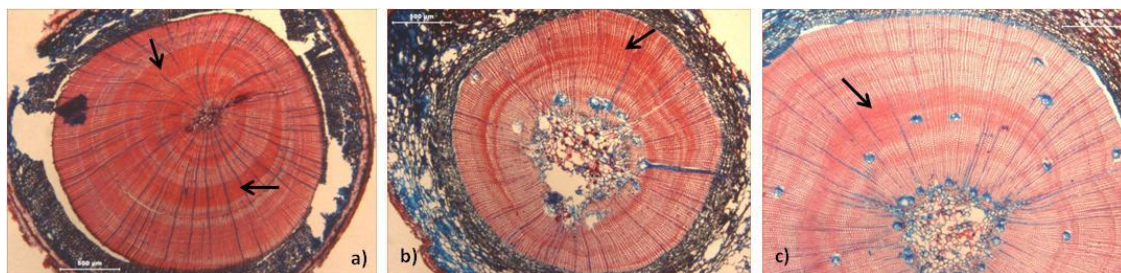


Figura 18 – Formação de lenho de reacção na *P. pinea* e *C. sempervirens* (setas). a) Lenho de compressão na *C. sempervirens* numa amostra recolhida em Dezembro, final da estação; b) Amostra da *P. pinea* recolhida em Junho, a meio da estação de crescimento. O lenho de compressão dificulta a distinção dos anéis; c) Amostra da *P. pinea* recolhida em Novembro, no final da estação de crescimento. Anéis pouco distintos nas zonas sem lenho de compressão. Barras: 500μm.

Na *P. alba*, a porosidade difusa dificulta a definição clara dos anéis de crescimento anual, cujo limite se encontra marcado por duas a três camadas de células de menor dimensão e maior espessamento da parede (Fig. 19 a). A formação frequente de falsos anéis e de anéis descontínuos também contribui para tornar mais difícil a distinção entre anéis (Fig. 19 b).

A espécie *S. terebinthifolius*, tal como a *P. alba*, apresenta porosidade difusa, sendo o calibre dos poros muito semelhante ao longo do anel, o que torna complicada a definição do início e fim do anel. O limite do anel é, quando visível, definido por três camadas de células de fim de estação, pouco distintas (Fig. 19 –b, -c).

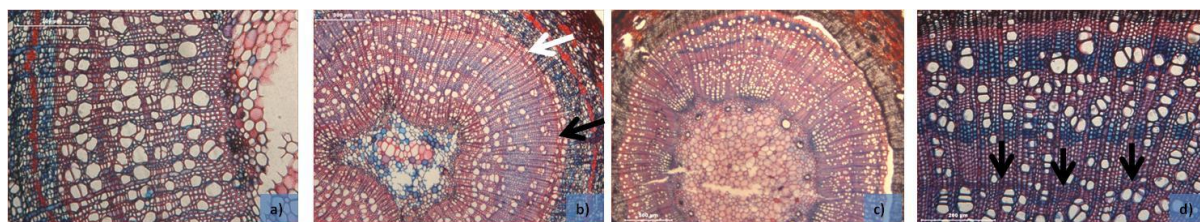


Figura 19 – Formação de anéis na *Populus alba* e na *Schinus terebinthifolius*. a) Limite entre anéis na *Populus alba* (barra: 200 μm); b) Formação assimétrica de anel (seta branca) e dificuldade de definição de anéis (seta preta) (barra: 300 μm). Amostras recolhidas em Agosto, próximo do final da estação de crescimento. c) Distinção de anéis na *S. terebinthifolius* dificultada pela presença de inúmeros vasos numa amostra recolhida em Agosto, próximo do final da estação de crescimento (barra: 500 μm); d) Pormenor do limite entre anéis na mesma amostra (setas. Barra: 200 μm).

Na *O. europaea*, à semelhança do que acontece com espécies como a *P. alba* e a *S. terebinthifolius*, embora se distingam anéis de crescimento radial, a porosidade difusa com poros com um diâmetro relativamente reduzido esbate o limite entre os anéis, resumindo-se o lenho de fim de estação a poucas camadas de células (Fig. 20). A pouca nitidez dos limites acontece sobretudo quando o número de vasos ao longo do anel é grande. Nas amostras em que existe um menor número de vasos distribuídos radialmente no anel, o limite dos anéis é mais evidente (Fig. 20).

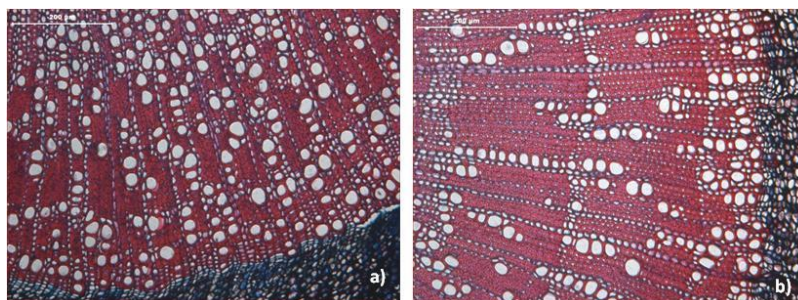


Figura 20 – Anéis de crescimento na *Olea europaea* a) Presença de uma grande densidade de vasos, que leva a uma maior dificuldade na definição dos anéis (barra: 200 µm); b) Densidade de vasos menor que leva a uma melhor definição dos anéis (barra: 200 µm). Amostras recolhidas de diferentes árvores em Maio, início da estação.

2. Lenho de reacção

De entre as dez espécies estudadas sete apresentaram formação de lenho de reacção, em maior ou menor extensão. No grupo das folhosas, *Q. suber*, *F. angustifolia* e *O. europaea* não revelaram tendência para a formação de lenho de tensão. Nas restantes, designadamente na *A. pseudoplatanus*, *S. terebinthifolius*, *P. alba* e *C. siliqua*, o lenho de tensão foi assinalado pela presença de fibras gelatinosas. No que toca às três espécies de resinosas (*A. alba*, *P. pinea* e *C. sempervirens*), todas registaram formação de lenho de compressão, chegando mesmo a tornar problemática a diferenciação dos anéis face à grande extensão do tecido de reacção.

2.1. Lenho de compressão

O lenho de compressão difere do restante tecido pela presença de células de menor diâmetro e com paredes muito espessadas e lenhificadas, surgindo como uma zona que se demarca pela cor vermelha mais forte (após coloração com safranina) (Fig. 21). O lenho de compressão observado nas espécies de resinosas apresenta, em muitas amostras, diferenças na sua localização relativa no anel de ano para ano. Por outro lado, ocorre por vezes em mais do que uma zona do anel (Figs. 22 e 23). Verificou-se também a formação de anéis aparentemente compostos maioritariamente por células características do lenho de compressão – anéis de compressão (Fig. 23).



Figura 21 - Aspecto das células do lenho de compressão. a) *Abies alba*, amostra recolhida em Maio, no início da estação de crescimento (barra: 100 µm); b) *Cupressus sempervirens*, amostra recolhida em Março, no início da estação (barra: 100 µm); c) *Pinus pinea*, amostra recolhida em Junho, a meio da estação de crescimento (barra: 300 µm).

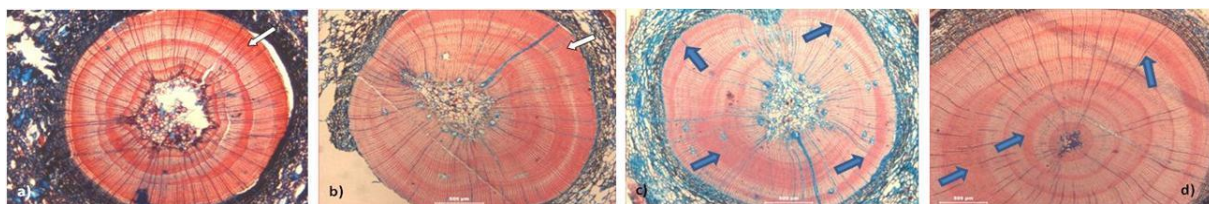


Figura 22 - Exemplos de amostras em que o lenho de compressão surge como reacção localizada (a, b) ou se desenvolve em vários lados do raminho (b, c). As setas assinalam o lenho de compressão. a) *Abies alba*; b) *Pinus pinea* (barras: 500 μ m). Raminhos recolhidos da mesma árvore em Maio, no início da estação; c) Amostra da *Pinus pinea* recolhida em Dezembro, no final da estação; d) Amostra da *Cupressus sempervirens* recolhida em Outubro, no final da estação (barras: 500 μ m).

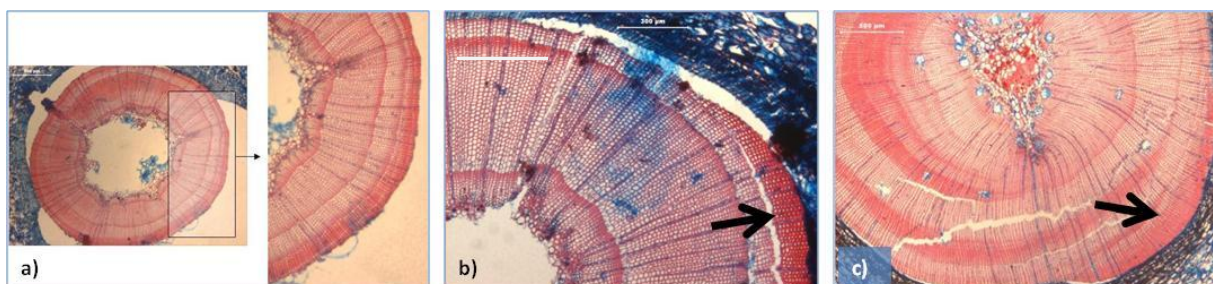


Figura 23 – a) Formação descontínua do último anel numa amostra da *Abies alba*. Presença de fiadas de células de início de estação no lenho de fim de estação; b) Anel de compressão numa amostra da *Abies alba* recolhida em Novembro; c) Formação de “anel de compressão” (seta) assimetricamente no perímetro do raminho recolhido em Dezembro da espécie *Pinus pinea*. Barras: 500 μ m (a); 300 μ m (b); 500 μ m (c).

2.2. Lenho de tensão

O lenho de tensão apresenta-se nas várias espécies como uma região azulada do xilema, composta pela predominância de fibras gelatinosas (Fig. 24). Na *A. pseudoplatanus*, *P. alba* e *S. terebinthifolius* grande parte das amostras apresenta, em maior ou menor grau, lenho de tensão (Fig. 24). No caso da *C. siliqua*, apenas algumas amostras (três em 27) registam lenho de tensão, afectando pouca área dos raminhos (Fig. 25). Tal como se observa nas resinosas, o lenho de tensão que se formou nas folhosas apresenta-se, não só disposto de forma unilateral, mas também distribuído em várias zonas da área do raminho, demonstrando diferentes zonas de tensão ao longo dos anos (Fig. 26).

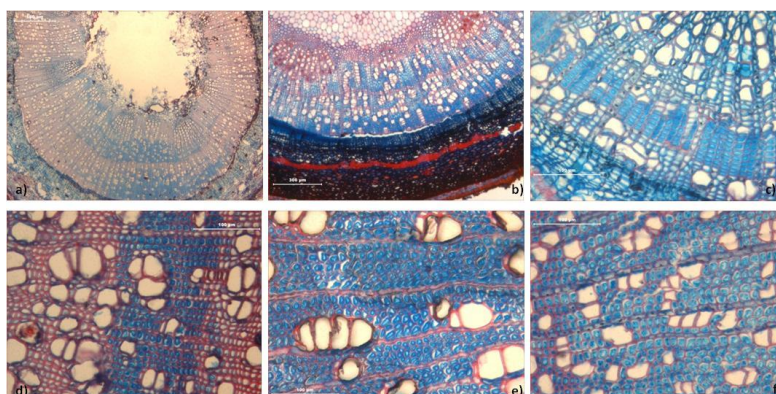


Figura 24- Formação de lenho de reacção na *Schinus terebinthifolius*, *Acer pseudoplatanus* e *Populus alba*. a, b, c) Lenho de tensão traduzido na presença de fibras gelatinosas - zonas azuladas. d, e, f) Pormenor das fibras gelatinosas num raminho recolhido em Maio, no início da estação (barra: 100 μ m). Barras: 300 μ m (a); 500 μ m (b) e 100 μ m (c, d, e, f).

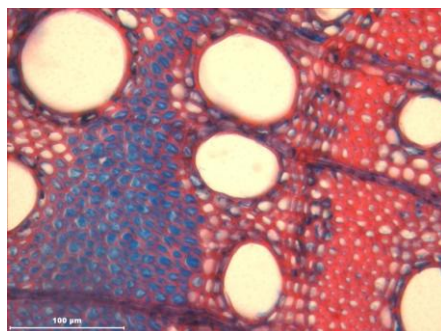


Figura 25 - Presença de fibras gelatinosas (coradas de azul) e de fibras liberiformes lenhificadas (coloração vermelha mais escura) na *C. siliqua* (amostra de Novembro, barra: 100 µm).

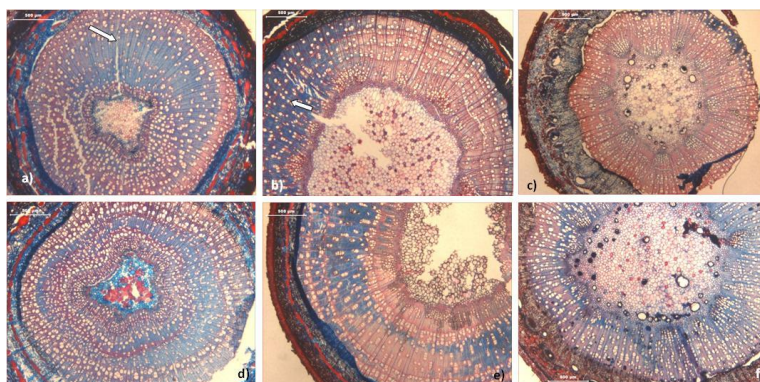


Figura 26 - Lenho de tensão formado unilateralmente (a, b, c) e em mais do que uma zona da secção do raminho (d, e, f). a, d) *Populus alba*; b, e) *Acer pseudoplatanus*; c, f) *Schinus terebinthifolius*. As setas assinalam o lenho de tensão. Barras: 500 µm.

Nas restantes espécies de folhosas, nomeadamente *Q. suber*, *F. angustifolia* e *O. europaea*, não se observam fibras gelatinosas, indicadoras da formação de lenho de tensão. Nas espécies *O. europaea*, *C. siliqua* e *Q. suber* destacam-se grupos de fibras liberiformes lenhificadas (Fig. 27).

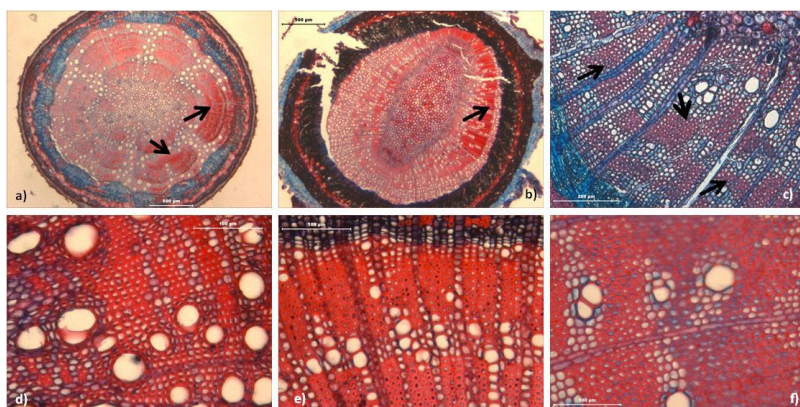


Figura 27 – Ocorrência de fibras liberiformes (setas) na: a) *Quercus suber*; b) *Olea europaea*; c) *Ceratonia siliqua*. Pormenor das fibras liberiformes, destaca-se a espessura das paredes: d) *Q. suber*; e) *O. europaea*; f) *C. siliqua*. Barras: 500 µm (a, b); 200 µm (c); 100 µm (d, e, f)).

3. Formação de anéis falsos ou flutuações intra-anuais de densidade

Se existirem variações grandes, e que persistam, nas condições de crescimento das plantas (por ex., clima), a anatomia do xilema secundário formado ao longo desse período traduzirá a influência dessas variações.

Nas espécies estudadas verificam-se vários casos de alteração ao desenvolvimento normal dos anéis anuais de crescimento, expressos na presença de falsos anéis e de anéis descontínuos.

Nas espécies resinosas é comum a presença de anéis descontínuos, em que o anel não abrange todo o perímetro do raminho (Figs. 29 -a). Esta situação está muitas vezes associada à formação de lenho de reacção e/ou de crescimento excêntrico. A formação de anéis falsos consiste maioritariamente na presença de células de fim de estação no lenho de início de estação (Figs. 28, 29-b).

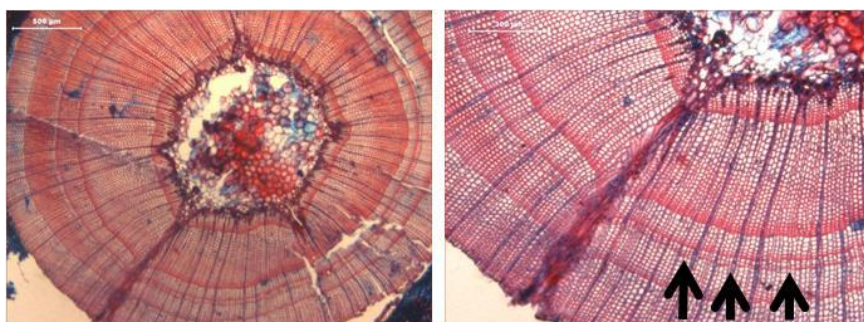


Figura 28 – Presença de anel falso na *Abies alba*. a) Dificuldade de definição de anéis numa amostra recolhida em Dezembro (barra: 500 µm). b) Pormenor da mesma amostra, sendo visível um anel falso (setas), decorrente da presença de células de fim de estação no lenho de início de estação (barra: 300 µm).

Na *C. sempervirens* ou *P. pinea*, como a diferenciação entre anéis não é clara, não se pode afirmar com certeza haver formação tardia de novos anéis. A presença de flutuações intra-anuais de densidade e de abundante lenho de reacção, para além do facto de, por exemplo, a *P. pinea* não ter naturalmente limites nítidos de anéis de crescimento, impossibilitam orientar nesse sentido a observação e análise (Figs. 29 e 30).

36

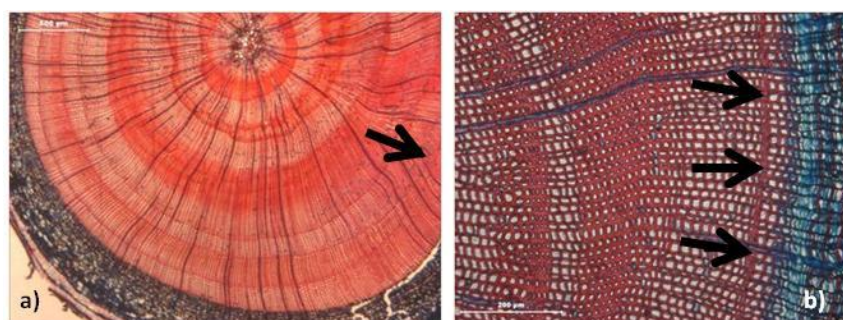


Figura 29 – Descontinuidades na formação do lenho na *Cupressus sempervirens*. a) Formação descontínua de anéis numa amostra recolhida em Junho (a seta assinala o início do anel que corresponde ao penúltimo anel), o lenho de compressão dificulta a distinção dos anéis; b) Presença de células de fim de estação no lenho de início de estação – anel falso – (setas) numa amostra da recolhida em Novembro, no final da estação (barra: 200 µm).

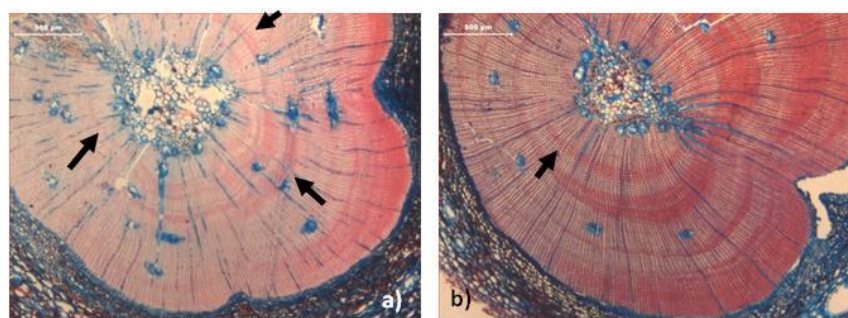


Figura 30 - Presença de células de fim de estação no lenho de início de estação (setas) de duas amostras da *Pinus pinea* uma recolhida em Abril, no início da estação (a), e a outra em Novembro, no final da estação (b) (barras: 500 µm)

Nas espécies de folhosas regista-se igualmente a presença de anéis falsos e formação de anéis tardios e/ou descontínuos. A espécie *A. pseudoplatanus* revela ser altamente sensível a alterações intra-anuais, apresentando anéis falsos em várias amostras, traduzidos pela presença de células de fim de estação no lenho de início de estação (Figs. 31 e 32). Verificam-se diferenças entre raminhos da mesma árvore no que concerne ao grau de desenvolvimento dos anéis (Figs. 32 e 33).

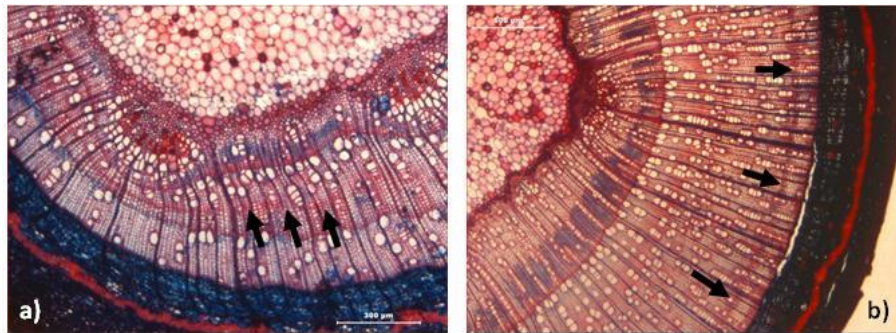


Figura 31 - Flutuações intra-anuais de densidade, com presença de células de fim de estação no lenho de início de estação, em duas amostras da *Acer pseudoplatanus*, uma recolhida em Dezembro no final da estação de crescimento (a) (barra: 300 μ m), e outra em Março, no início da estação de crescimento (b) (barra: 500 μ m)

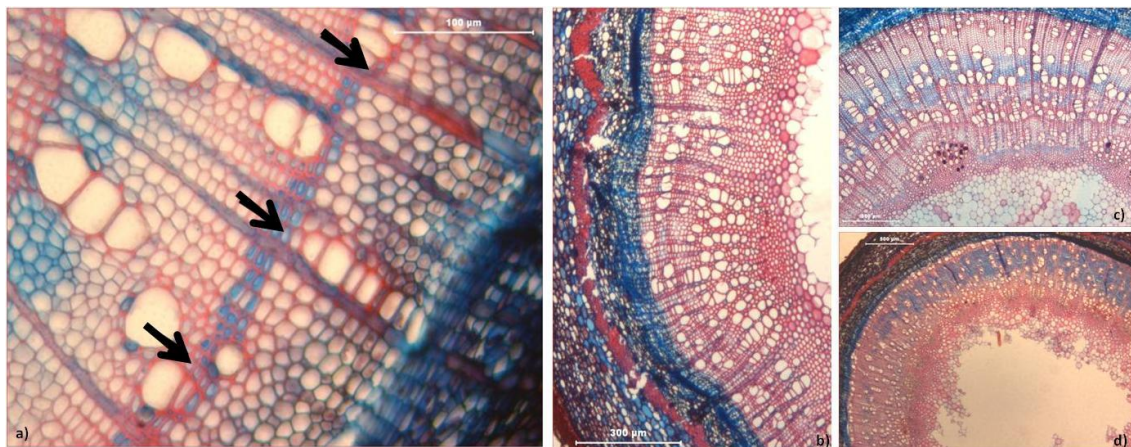


Figura 32 – a) Pormenor de zona de flutuação intra-anual de densidade do xilema secundário (setas) da *Acer pseudoplatanus*, numa amostra recolhida em Maio, no início da estação de crescimento (barra). b, c, d) Diferenças na formação do anel de crescimento entre amostras da *Acer pseudoplatanus*. b) Anel em início de formação numa amostra recolhida em Outubro, no final da estação de crescimento; c, d) Raminhos recolhidos da mesma árvore e em simultâneo (Agosto, próximo do fim da estação), apresentando diferentes estádios de formação do anel do ano. Barras: 100 μ m (a); 300 μ m (b, c) e 500 μ m (d).

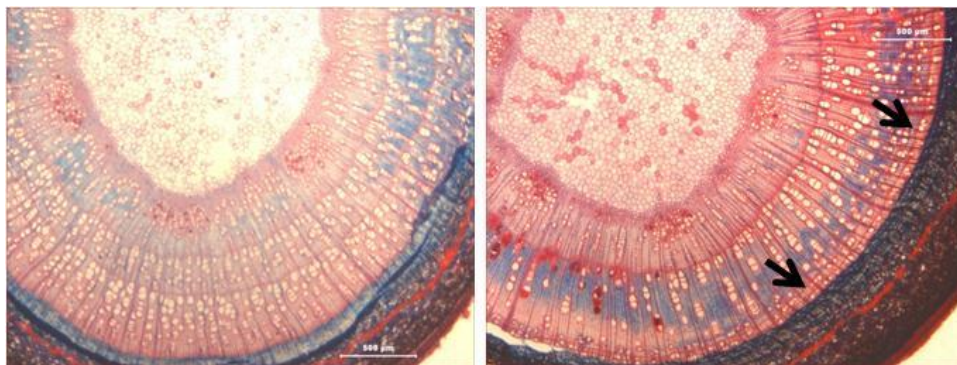


Figura 33 - Raminhos da mesma árvore, recolhidos simultaneamente em Julho, a meio da estação de crescimento, apresentando diferentes estádios de formação do anel na *Acer pseudoplatanus* (barras: 500 μ m).

Na *C. siliqua* não se distinguem flutuações de densidade, o que pode dever-se à presença de fibras liberiformes, que obscurecem a presença de anéis falsos. A definição dos anéis, nem sempre muito clara, também poderá contribuir para que não se distingam com clareza anéis falsos.

Na *F. angustifolia* e na *O. europaea* verifica-se igualmente formação de anéis falsos, embora com muito menor frequência do que, por exemplo, na *A. pseudoplatanus* (Figs. 34 e 37). Acontece frequentemente os anéis formarem-se de forma descontínua. Quando a medula tem uma forma mais arredondada os anéis são inteiros e simétricos (Figs.35 e 36).

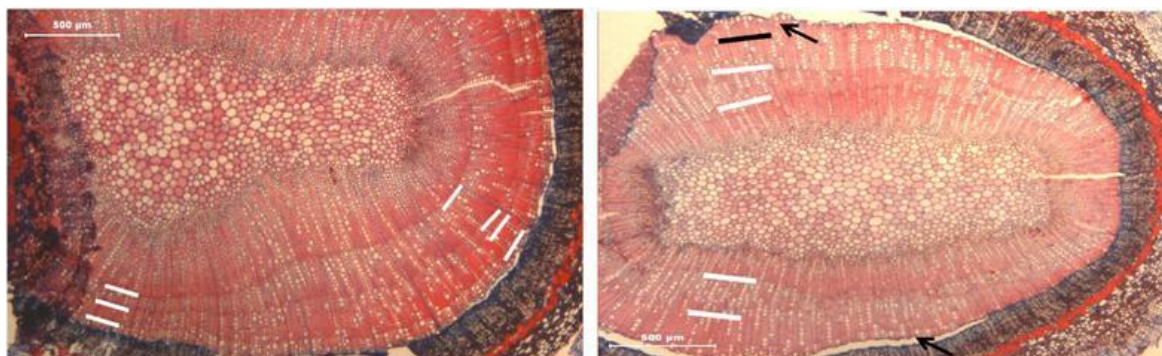


Figura 34 - Flutuações intra-anuais de densidade em amostras da *Fraxinus angustifolia* recolhidas em Maio. As barras assinalam o final de cada anel, verificando-se assimetria de anéis devido a flutuações de densidade. Em b) a barra preta corresponde ao anel falso. As setas assinalam o início da formação de um novo anel. Barras: 500 µm.

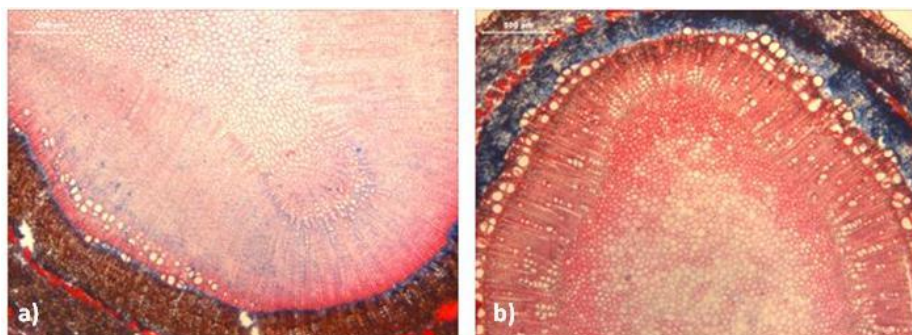


Figura 35 - Assimetria e descontinuidade de anéis em amostra da *Fraxinus angustifolia* recolhidas em Março, no início da estação de crescimento (barras: 500 µm).

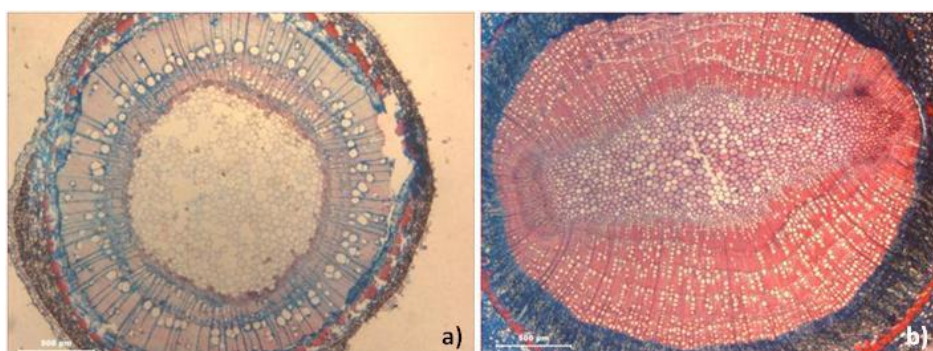


Figura 36 – Forma dos anéis de crescimento e sua relação com a conformação da medula e do raminho. a) Anéis contínuos e simétricos num raminho de forma mais arredondada da *Fraxinus angustifolia* recolhido em Outubro. b) Assimetria e descontinuidade de anéis na *Olea europaea* devido à conformação do raminho e da medula, numa amostra recolhida em Novembro (barras: 500 µm).

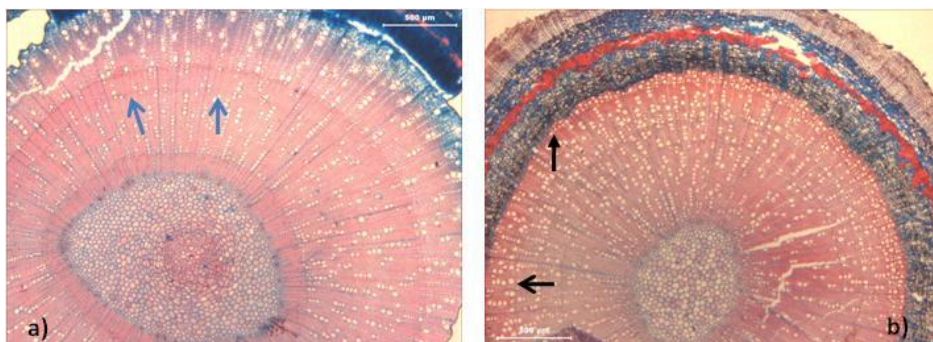


Figura 37 - Flutuações intra-anuais de densidade (setas), traduzidas na ocorrência de células de fim de estação no lenho de início, formando um anel falso, em duas amostras da *Olea europaea*. a) Amostra recolhida em Abril, no início da estação; b) Recolhida em Dezembro, no final da estação de crescimento (direita). A seta de ponta cheia em b) assinala o início da formação de um anel (em Dezembro). Barras: 500 µm.

Na *P. alba* é frequente identificarem-se flutuações de densidade intra-anuais, visíveis na presença de células de fim de estação no lenho de início de estação (Fig. 38 -a, -b, -c). A formação de anéis descontínuos contribui para a dificuldade de distinguir os anéis falsos dos anéis anuais (Fig. 38 -d).

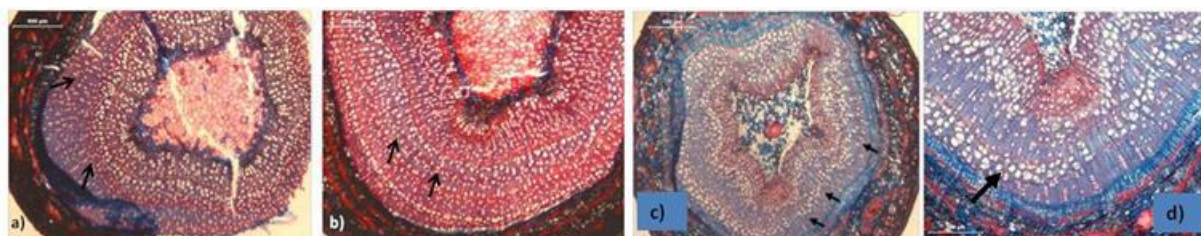


Figura 38 – a, b) Flutuações intra-anuais de densidade de duas amostras de diferentes árvores da *Populus alba* (setas) recolhidas em Março, no início da estação (barras: 500 µm); c) Desenvolvimento descontínuo do anel (setas) numa amostra da *Populus alba* recolhida em Novembro, no final da estação de crescimento (barra: 500 µm); d) Pormenor da mesma amostra (barra: 300 µm). A seta assinala o ponto em que inicia o anel descontínuo.

Pela observação das várias amostras verifica-se que a formação de anéis falsos ou flutuações intra-anuais de densidade nos raminhos não é generalizável, nem a árvores da mesma espécie (Fig. 39), nem a todas as amostras de uma mesma árvore, ainda que retiradas ao mesmo tempo (Fig. 40).

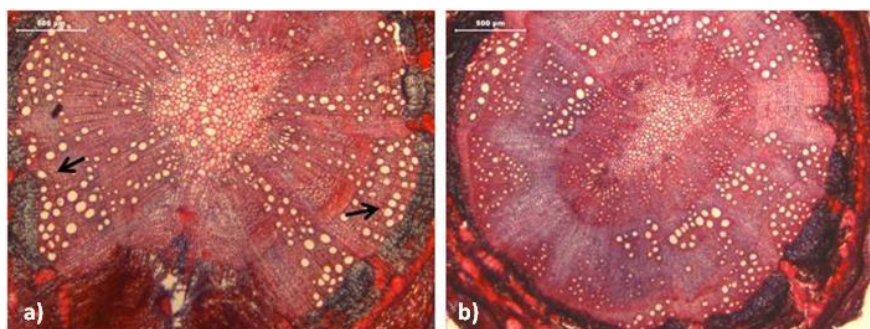


Figura 39 – Flutuações de densidade intra-anuais e formação de anel descontínuo na *Quercus suber*. a) Anel falso (setas) numa amostra de Março, início da estação; b) Desenvolvimento descontínuo do anel numa amostra de outra árvore, recolhida em Março. Barras: 500 µm.

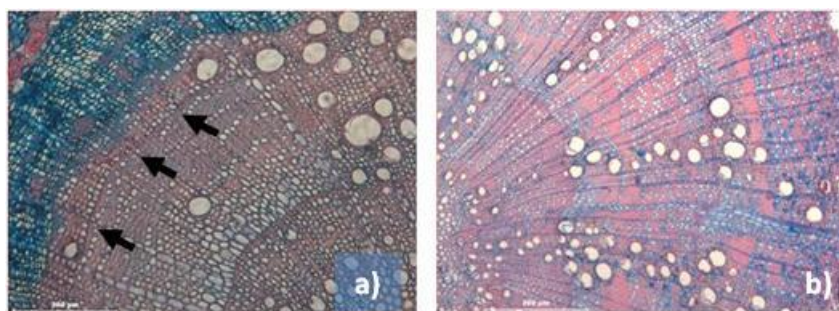


Figura 40 - Duas amostras de *Quercus suber* retiradas da mesma árvore em simultâneo no final da estação de crescimento (Dezembro) em que a presença de anel falso ocorre apenas em a) (setas). Barras: 200 µm.

Na *Q. suber* a presença de um anel falso em amostras contemporâneas de uma mesma árvore pode estar na origem das diferenças no grau de desenvolvimento do último anel (Fig. 41).

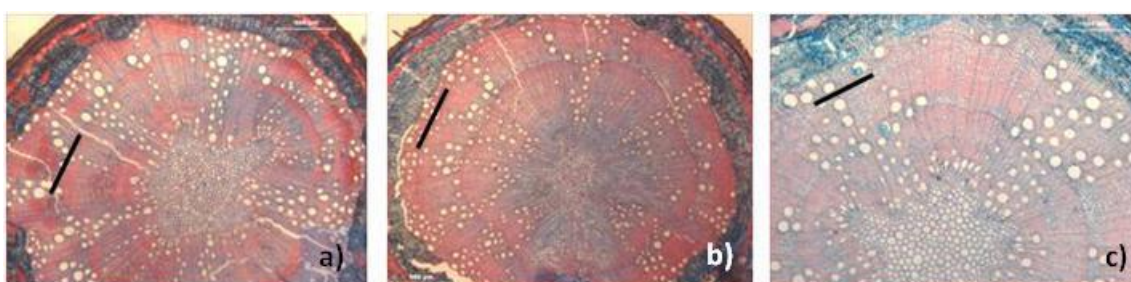


Figura 41 - Três amostras da mesma árvore da *Quercus suber*, recolhidas em Outubro, no final da estação de crescimento. A presença de anéis falsos em duas (b, c) torna muito diferente o desenvolvimento aparente do último anel. As barras representam o limite dos anéis. Barras de escala: 500 µm (a), 500 µm (b) e 300 µm (c).

Na *S. terebinthifolius*, a falta de definição dos anéis dificulta qualquer observação no sentido de destringir modificações no desenvolvimento normal do anel de crescimento. Ainda assim, pode verificar-se a presença de alterações na densidade do lenho, observando-se a presença de células com paredes mais espessas e lúmen de menor diâmetro, entre células com paredes mais estreitas e lúmen de maior dimensão (Fig. 42).

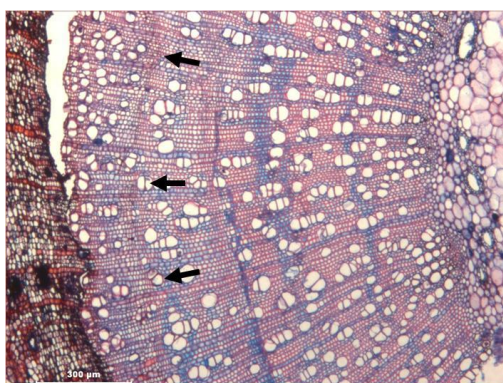


Figura 42 - Presença de flutuação de densidade intra-anual numa amostra da *Schinus terebinthifolius* recolhida em Outubro (barra: 300 µm)

4. Agrupamento de vasos

Nas espécies de folhosas analisadas verifica-se que os vasos se encontram em grupos de dois ou mais, orientados radialmente, ocorrendo, em simultâneo, vasos isolados.

Na *A. pseudoplatanus* os vasos são na sua maioria agrupados e os agrupamentos variam de dois a dez poros, com uma disposição sobretudo radial. Observam-se ainda agrupamentos em cacho, com cerca de três poros, e outros com disposição tangencial. Em menor frequência, observam-se vasos isolados. (Fig. 43).

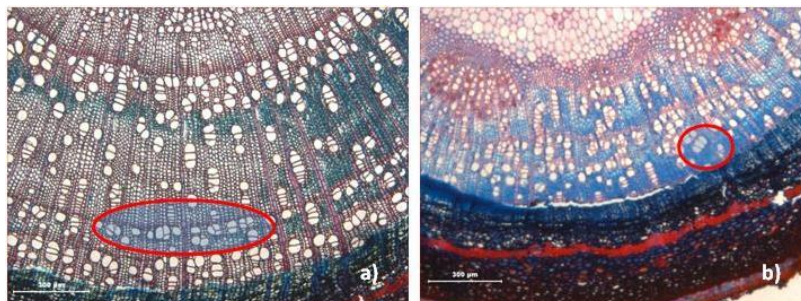


Figura 43 – Agrupamento de vasos na *Acer pseudoplatanus*. a) Vasos agrupados dispostos em fiadas radiais e também em cacho (assinalados na elipse), numa amostra recolhida em Maio, no início da estação. b) Presença de vasos agrupados no sentido tangencial (em destaque) numa amostra recolhida em Novembro, no final da estação. Barras: 300 µm.

Na *C. siliqua* os vasos encontram-se agrupados e por vezes isolados, com contorno circular. Os agrupamentos são sobretudo de dois a três poros, com disposição tangencial, que, juntamente com vasos isolados, limitam a camada de crescimento (Fig. 44).

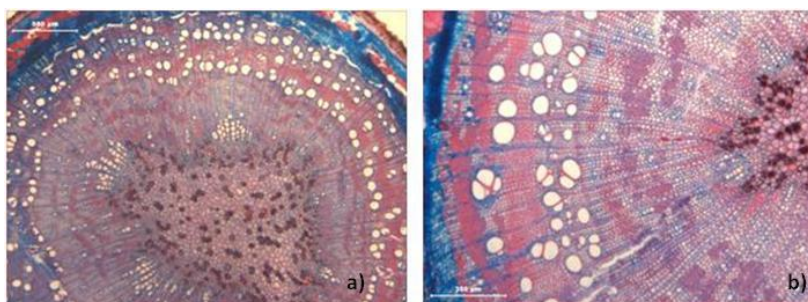


Figura 44 - Agrupamentos de dois a três vasos em duas amostras da *Ceratonia siliqua* recolhidas da mesma árvore em Agosto, próximo do fim da estação. Espécie com vasos grandes e de contorno circular. Barras: 500 µm (a) e 300 µm (b).

À semelhança da *C. siliqua*, a *F. angustifolia* é uma espécie que apresenta vasos maioritariamente agrupados radialmente com de dois a seis poros. Observam-se também cachos de três a quatro vasos. Com menor frequência observam-se vasos isolados, por vezes dispostos tangencialmente, formando uma linha quase contínua (Fig. 45).

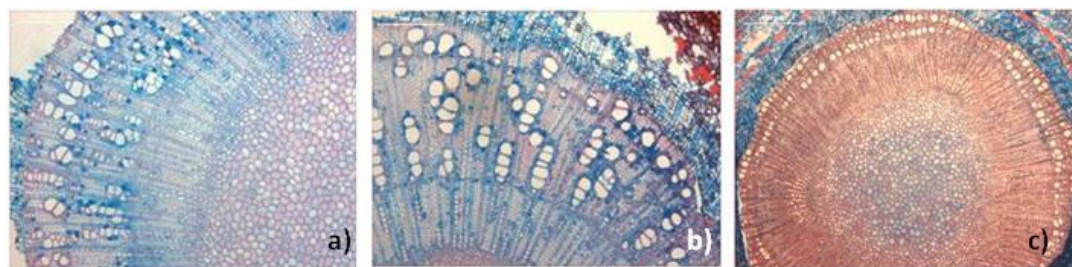


Figura 45 – Fiadas radiais com até cerca de seis vasos (a, b), pequenos aglomerados de vasos em cacho (a), e vasos isolados, dispostos tangencialmente formando uma linha quase contínua (c), em amostras de diferentes árvores da *Fraxinus angustifolia*, recolhidas em Novembro (a, b), no final da estação e em Junho, a meio da estação. Barras: 200 µm (a), 300 µm (b) e 500 µm (c).

Na *O. europaea* o agrupamento dos vasos é frequente, formando fiadas radiais constituídas por duas a dez células. Os vasos, apresentam diâmetro de menor calibre do que na *C. siliqua* (Fig. 46) e registam-se diferenças entre amostras relativamente à densidade aparente de vasos e ao seu agrupamento. Assim, verificam-se amostras em que a densidade de vasos é grande e o seu agrupamento em fiadas radiais envolve até dez células (Fig. 47 -b), e outras em que a densidade de vasos é reduzida, sendo os agrupamentos formados por duas a três células (Fig. 47 -a). Por outro lado, registam-se igualmente diferenças na densidade de vasos entre anéis de crescimento dentro de uma mesma amostra (Fig. 47 -c).

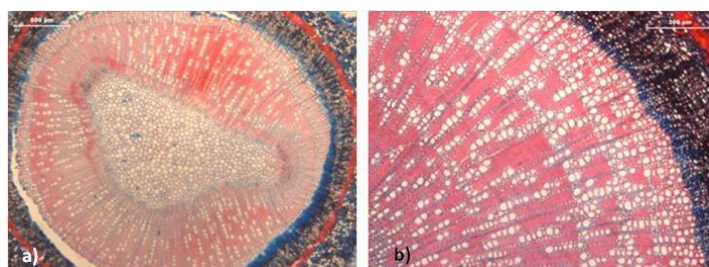


Figura 46 – Fiadas radiais de vasos na *Olea europaea*. a) Amostra recolhida em Abril, no início da estação (barra: 500 μ m); b) Amostra recolhida em Outubro, no final da estação apresentando agrupamentos radiais de dois a dez vasos. No fim da última camada de crescimento observa-se maior frequência de vasos, isolados e em fiadas radiais com menor número de vasos (barra: 300 μ m).



Figura 47 - Diferenças entre a densidade de vasos no xilema de diferentes amostras de *Olea europaea*. a) Amostra recolhida em Dezembro (barra: 500 μ m) com reduzida densidade de vasos; b) Amostra recolhida em Abril (barra: 500 μ m) com grande densidade de vasos; c) Diferenças na densidade de vasos nos diferentes anéis de crescimento de uma amostra recolhida em Outubro, havendo um aumento do número de vasos por área no sentido medula-casca (barra: 500 μ m).

Na *P. alba*, o agrupamento de vasos é frequente e acontece em pequenos agrupamentos em cacho, de três a sete vasos, e em fiadas radiais, de dois a sete vasos. Observam-se também vasos isolados em todas as amostras (Fig. 48).

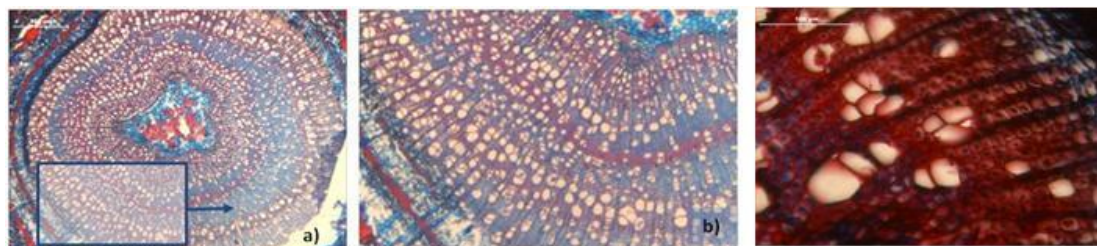


Figura 48 – a) Agrupamentos de vasos numa amostra da *Populus alba* recolhida em Junho, a meio da estação de crescimento (barra: 500 μ m). Em b) observa-se uma ampliação da zona assinalada pelo rectângulo em a); c) Pormenor de agrupamentos de vasos na *P. alba*, numa amostra recolhida em Abril, no início da estação de crescimento (barra: 100 μ m).

Na *S. terebinthifolius* os vasos dispõem-se isoladamente ou em grupos, formando fiadas radiais de até nove células, e cachos de até sete células. (Fig. 49 -a, -b).

A madeira da espécie *Q. suber* é caracterizada pela presença pouco numerosa de grandes vasos (comparativamente com as restantes espécies estudadas), isolados e de contorno circular, que vão diminuindo muito gradualmente de diâmetro ao longo do anel de crescimento. Os poros dispõem-se em cadeias radiais (Fig. 49 -c).

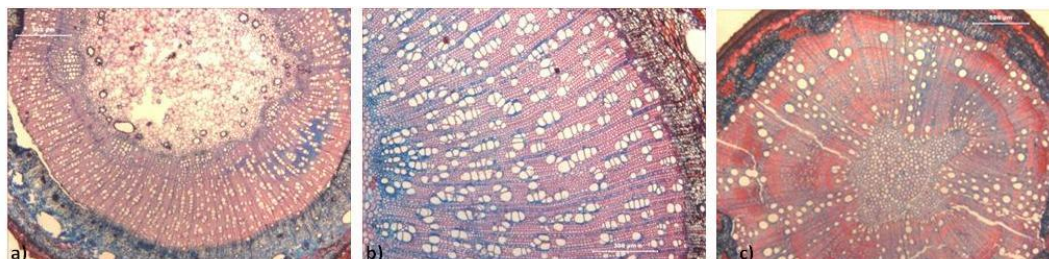


Figura 49 – Disposição dos poros e agrupamento de vasos na: (a, b) *Schinus terebinthifolius*, verificam-se fiadas radiais e cachos (amostras recolhidas em Junho, a meio da estação de crescimento e em Novembro, no final da estação); c) *Q. suber*, numa amostra recolhida em Outubro, no final da estação de crescimento Barras: 500 µm (a, b) e 300 µm (c).

Em todas as espécies de folhosas, excepto na *Q. suber*, a formação de fiadas radiais revela-se característica no primeiro ano de desenvolvimento do xilema secundário (Fig. 50).

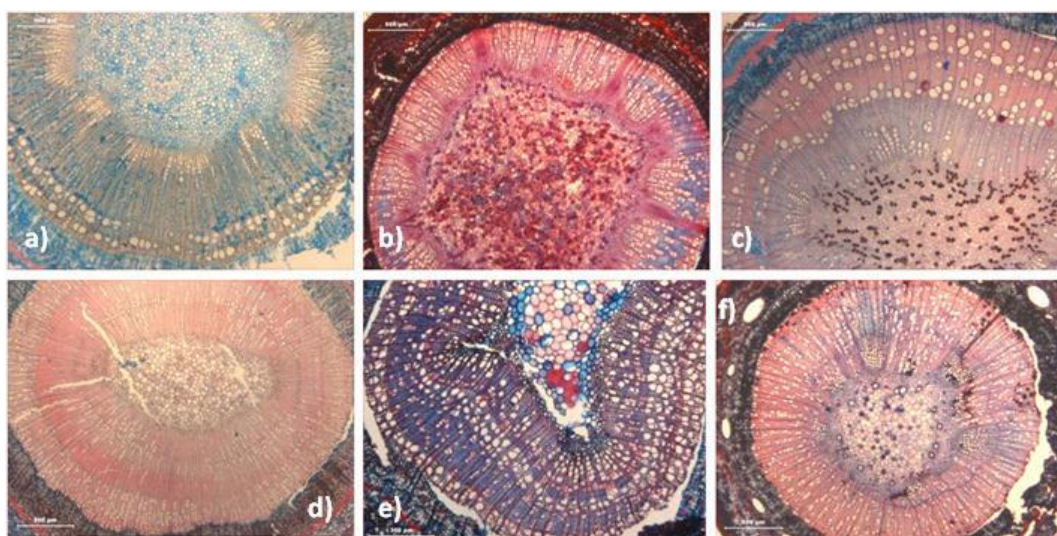


Figura 50 - Presença de fiadas radiais na primeira fase de crescimento secundário em todas as espécies estudadas, excepto na *Quercus suber*. a) *Fraxinus angustifolia*, amostra recolhida em Junho, barra: 500 µm; b) *Acer pseudoplatanus*, amostra recolhida em Março, 500 µm; c) *Ceratonia siliqua*, amostra recolhida em Julho, 500 µm. d) *Olea europaea*, amostra recolhida em Novembro, 500 µm; e) *Populus alba*, amostra recolhida em Julho, barra: 300 µm; f) *Schinus terebinthifolius*, amostra recolhida em Agosto, barra: 500 µm.

5. Formação do anel de 2010

5.1. Início da actividade cambial

O início da actividade cambial é reconhecido pelos seguintes sinais: a) aumento do número de camadas de células que compõem a zona cambial; b) aumento das áreas celulares; e c) formação de uma zona mais ou menos ampla constituída por células do câmbio e células derivadas do câmbio em

diversas fases de maturação. Estas fases são reconhecíveis após aplicação de corantes específicos, que distinguem as células lenhificadas das não lenhificadas, e com a aplicação da luz polarizada que destaca as células com paredes já espessadas. Nem sempre se obtiveram bons cortes anatómicos que permitissem este tipo de minuciosidade na observação, mas, sempre que possível, tendo em conta esses sinais, foi estimado o período de iniciação do câmbio para as espécies estudadas.

Em todas as espécies verificou-se actividade indubitável em Abril, e, em algumas, observaram-se sinais de actividade em Março, visíveis na dilatação das células cambiais, e por vezes na observação de divisões celulares nestas células.

O aspecto da zona cambial de raminhos das espécies de resinosas em Março e em Abril é ilustrado nas Figs. 51 e 52. Em Março, principalmente na *A. alba* e *C. sempervirens*, denota-se já a dilatação das células cambiais. Na *P. pinea* não foi possível obter uma imagem igualmente clara, devido à dificuldade em obter boas secções. As células da zona cambial aparecem deterioradas ou com aspecto de terem sido pressionadas, não sendo possível nesses casos fazer este tipo de avaliação. Contudo, o alargamento da camada de células cambiais, como resultado das divisões celulares, parece ocorrer nas três espécies (Fig. 51). Em Abril, qualquer uma das espécies apresenta já uma zona cambial mais dilatada, com células igualmente dilatadas, sendo possível observar zonas de divisão celular (Fig. 52).

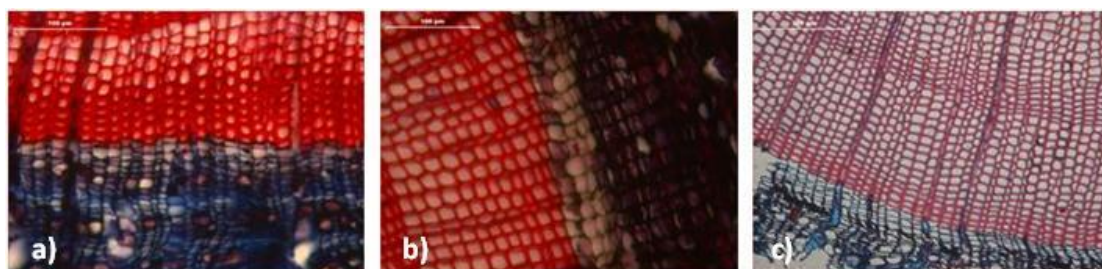


Figura 51 - Aspecto do câmbio em amostras de três espécies de resinosas recolhidas em Março, no início da estação de crescimento. a) *Abies alba* (barra: 100 µm), b) *Cupressus sempervirens* (barra: 100µm) e c) *Pinus pinea* (barra: 200 µm).



Figura 52 - Zona cambial em raminhos das mesmas árvores representadas na Figura 52, recolhidas em Abril, no início da estação de crescimento. Verifica-se já uma camada cambial dilatada (assinaladas pelas barras) e algumas zonas de divisão celular (elipses). a) *Abies alba* 2 1-3, b) *Cupressus sempervirens* e c) *Pinus pinea* (barras: 100 µm).

Em Abril observam-se sinais de actividade meristemática em todas as amostras da *A. pseudoplatanus* (Fig. 53, -b, -c). No entanto, verifica-se numa das amostras de Março um anel iniciado recentemente

(pelo seu estado de desenvolvimento), o que traduz alguma variabilidade na calendarização e desenvolvimento do crescimento secundário, tanto ao nível da espécie como da árvore (Fig. 53 -a).

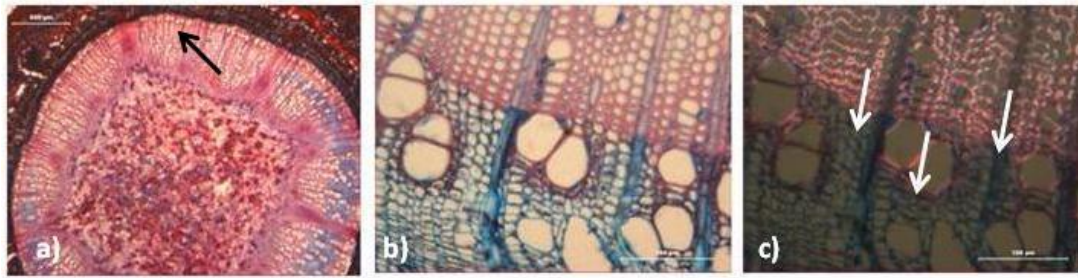


Figura 53 - Início da actividade meristemática na *Acer pseudoplatanus*. a) Início de actividade expressa na presença de um anel iniciado numa amostra recolhida em Março (barra: 500 µm; b) Actividade cambial numa amostra recolhida em Abril (barra: 100 µm). A zona azulada corresponde a células recém-formadas, derivadas do câmbio vascular, c) A mesma imagem (b) sob luz polarizada, destacando-se a zona de células derivadas do câmbio ainda sem parede secundária – zona mais escura assinalada pelas setas (100 µm).

Também na *C. siliqua* se verifica actividade meristemática em Abril, distinguindo-se a região cambial já extensa, e as células derivadas do câmbio em plena fase de alongamento (Fig. 54). Alguns sinais de início de actividade podem observar-se em Março (Fig. 55), designadamente células não lenhificadas na zona cambial, que poderão ser já derivadas do câmbio. Daqui se poderá afirmar terem já ocorrido divisões celulares no meristema.

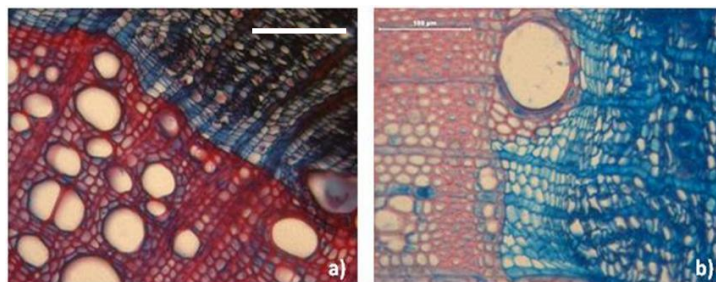


Figura 54 - Amostras recolhidas em Abril da mesma árvore da *Ceratonia siliqua*, ambas com sinais de actividade cambial. a) Zona cambial já extensa e as células dilatadas. b) Camada extensa de células derivadas do câmbio. Barras: 100 µm.

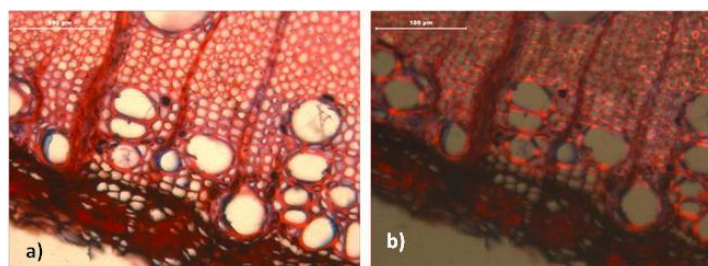


Figura 55 – Camada de células não lenhificadas na zona cambial, que poderá estar relacionada com divisões celulares na zona meristemática da *Ceratonia siliqua* (barra: 100 µm). Amostra de Março observada sob a) luz normal, b) luz polarizada.

As espécies *F. angustifolia*, *P. alba* e *S. terebinthifolius* evidenciam actividade meristemática em Março (Figs. 56, 57 e 58). Observando as imagens, verifica-se a presença de células derivadas do câmbio, formando uma camada ampla de células aparentemente túrgidas, com paredes finas e

grande área de lúmen. Observa-se igualmente a presença de novos vasos, ainda com paredes não lenhificadas (Figs. 57 e 58).

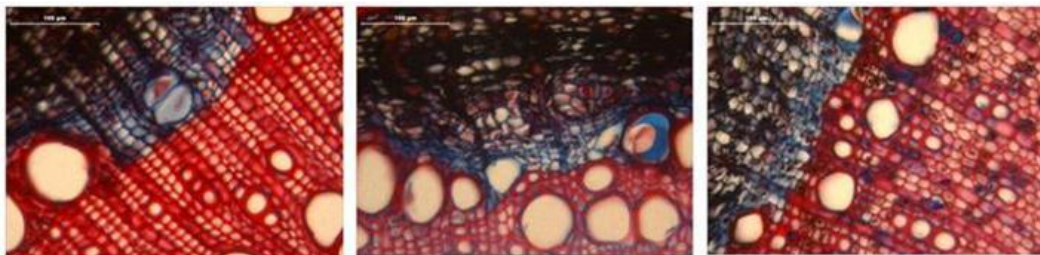


Figura 56 - Zona cambial de três amostras de árvores diferentes da *Fraxinus angustifolia*, recolhidas em Março. A presença de células ainda não lenhificadas numa zona cambial extensa, são sinais de actividade meristemática. Barras: 100 µm.

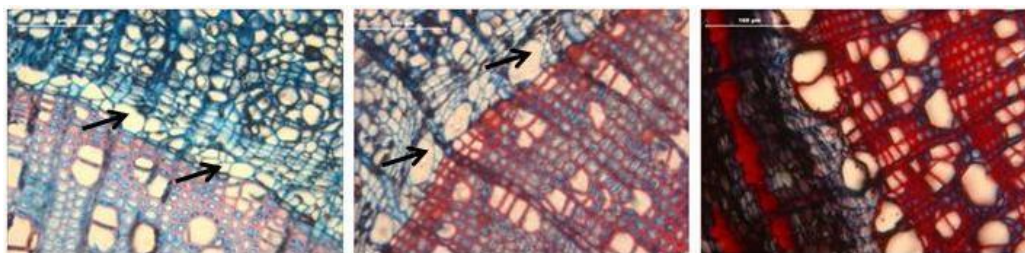


Figura 57 – Amostras recolhidas em Março de três árvores diferentes da *Populus alba* com sinais de actividade meristemática (barras: 100 µm). As setas assinalam novos vasos, com parede celular ainda não lenhificada.

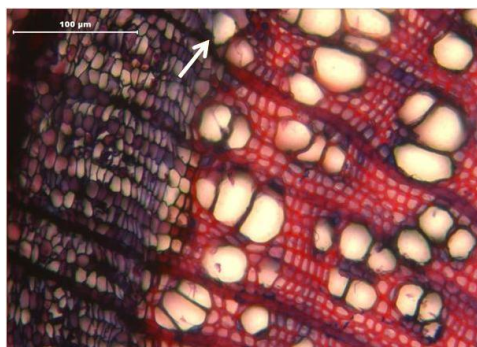


Figura 58 – Zona cambial extensa devido à divisão das células cambiais numa amostra da *Schinus terebinthifolius* recolhida em Março (barras: 100 µm). A seta assinala novos vasos, com parede celular ainda não lenhificada.

Apenas na *Q. suber* não se encontram sinais de actividade em qualquer das amostras de Março (Fig. 59). Na *O. europaea*, verifica-se actividade meristemática numa das árvores amostradas (zona cambial extensa e presença de células dilatadas e não lenhificadas). As outras duas árvores não apresentam sinais de actividade meristemática (Fig. 60). Em Abril, a extensão da zona cambial e a presença de células em fase de diferenciação, são indicativas de actividade meristemática em todas as amostras das duas espécies (Fig. 61).

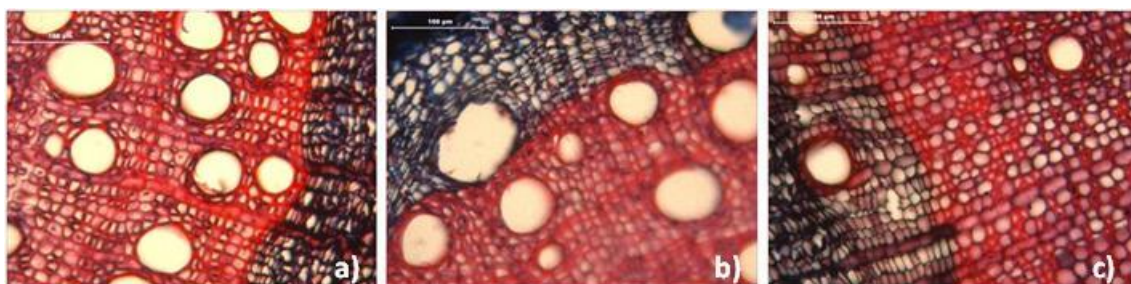


Figura 59 – Sequência temporal de raminhos retirados da mesma árvore da *Quercus suber* em três meses seguidos (a) Março, b) Abril e c) Maio). É visível o crescente grau de actividade cambial ao longo do tempo, desde a aparente inactividade em Março, até à extensa camada de células em processo de maturação produzidas pelo câmbio vascular, visível em c). (barras: 100 µm).

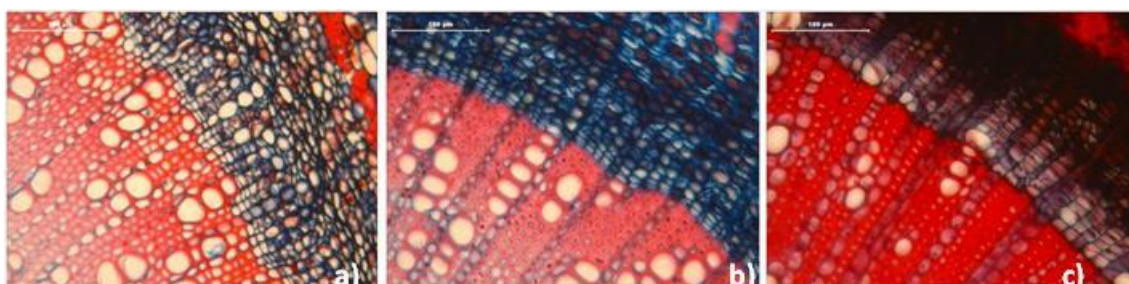


Figura 60 - Amostras da *Olea europaea* de três árvores diferentes recolhidas em Março (barras: 100 µm). a, b) a zona cambial encontra-se ainda estreita e as células não sofreram a dilatação que precede a divisão celular. Apenas em c) se verifica já a dilatação das células, células precursoras de vasos e uma maior extensão da zona cambial originada pela divisão das células cambiais.

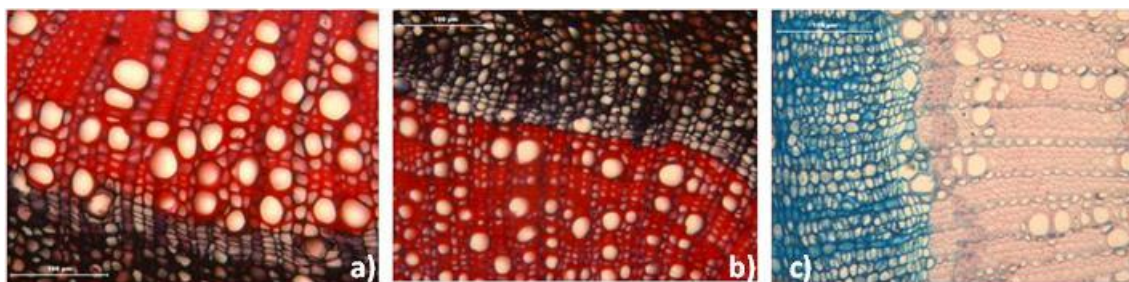


Figura 61 – Amostras de três árvores diferentes da *Olea europaea* recolhidas em Abril. Actividade meristemática: divisão celular e presença de células precursoras de elementos condutores (barras: 100 µm).

5.2. Desenvolvimento do anel

No final da estação de crescimento espera-se que a formação de um anel, com lenho de início e de fim de estação, associada a uma zona cambial estreita, assinale o fim da actividade. Ao longo da observação das várias amostras de cada espécie, verificou-se existir grande heterogeneidade na resposta dos raminhos às condições ambientais (ou nas próprias condições ambientais, uma vez que o desenvolvimento do xilema secundário dos raminhos depende maioritariamente de influências locais), mesmo quando pertencentes à mesma copa. Por outro lado, o crescimento descontínuo ao longo da estação foi observado em todas as espécies. Não foi possível seguir o desenvolvimento do anel de crescimento do ano de 2010, uma vez que a presença de anéis falsos, de lenho de reacção e a formação de anéis tardiamente na estação de crescimento, sem aparente padrão entre amostras, dificultaram a definição do anel e, logo, a generalização do seu desenvolvimento à espécie.

Registaram-se também diferenças na dimensão dos anéis entre amostras, decorrentes do facto de cada amostra ser constituída por um raminho diferente, em que o único critério de selecção foi a idade. Assim, diferentes espessuras de raminhos levaram a diferentes tamanhos de anéis, que dificultaram igualmente a análise da formação do anel de 2010 (Fig. 62).

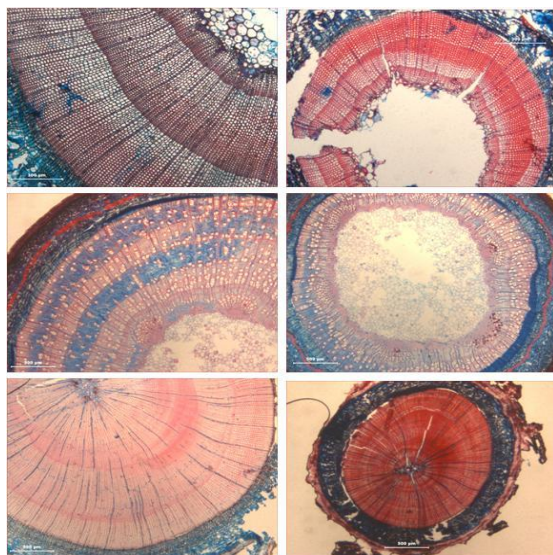


Figura 62 - Diferenças nas dimensões dos raminhos, levando a que anéis mais “jovens” sejam maiores relativamente a anéis mais “velhos”. *Abies alba*, amostras recolhidas em a) Junho; b) Julho (barras: 300 µm). *Acer pseudoplatanus*, amostras recolhidas em c) Junho; d) Agosto (barras: 500 µm). *Cupressus sempervirens*, amostras recolhidas em e) Junho; f) Agosto (barras: 500 µm).

Ainda assim, apresentam-se em seguida os resultados obtidos quanto à caracterização da formação do anel do ano em que decorreu a amostragem (2010) e à cessação da actividade, traduzida no decréscimo da zona cambial e na formação completa do anel.

Na *A. alba*, verifica-se que, em Junho, o anel se encontra aparentemente completo, com formação de lenho de fim de estação (Fig. 63 -a, -b). No entanto, observando-se as amostras de outra árvore, o anel, embora já bastante desenvolvido, encontra-se apenas com lenho de início de estação (Figs. 64 - c, -d). Entre as amostras de cada árvore, verifica-se neste mês uniformidade quanto ao estado de desenvolvimento do anel do ano. No entanto, em Julho cada uma das amostras recolhidas na mesma árvore, regista desenvolvimentos diferentes, ao nível do grau de desenvolvimento e da presença de lenho de compressão (Fig. 64).

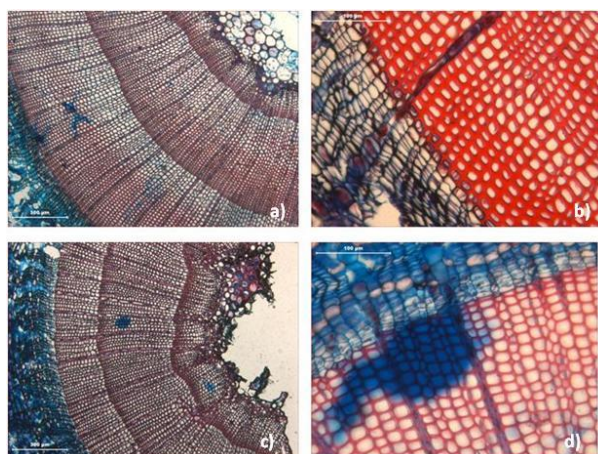


Figura 63 – Estado de desenvolvimento do anel de crescimento e aspecto da zona cambial em raminhos diferentes da *Abies alba*. a) Anel do ano em Junho (barra: 300 µm), b) Aspecto do câmbio numa amostra da mesma árvore recolhida igualmente em Junho (barra: 100 µm), c) Anel numa amostra recolhida em Junho de outra árvore (300 µm), d) Aspecto do câmbio numa amostra da mesma árvore, recolhida igualmente em Junho (barra: 100 µm).

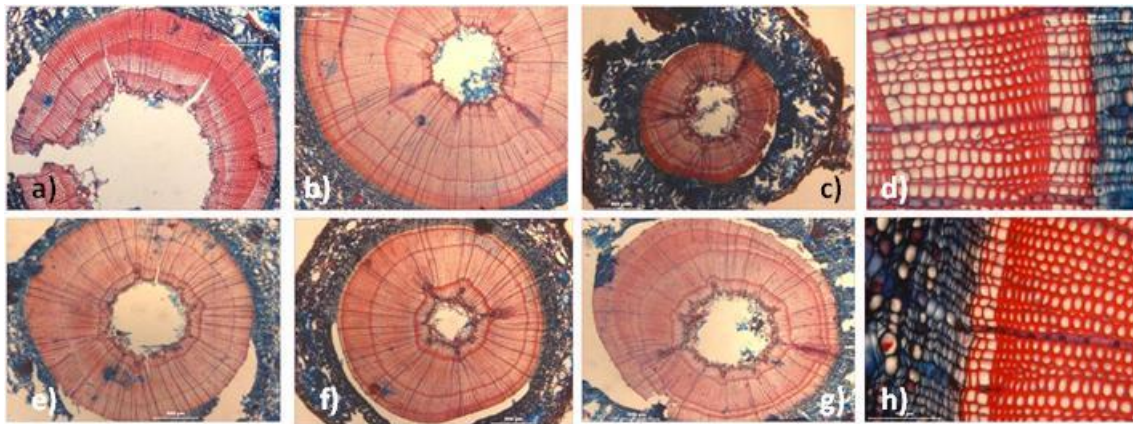


Figura 64 - Anel do ano das três amostras de cada árvore amostrada de *Abies alba*, recolhidas em Julho. a, b, c, d) árvore 1; e, f, g, h) árvore 2. Ressalta a variabilidade de respostas de diferentes raminhos de uma mesma árvore; d, h) aspecto do câmbio, ainda activo, em Julho, de uma amostra de cada árvore, respectivamente. Barras: a) 300 μ m; b, c, e, f, g) 500 μ m; d, h) 100 μ m.

Nas restantes amostras, que seguem o crescimento do anel até ao mês de Dezembro, a formação de anéis falsos continua ao longo dos meses. Por outro lado, a presença de lenho de compressão e de anéis descontínuos recém-formados em meses tardios na estação de crescimento, assim como de anéis contínuos igualmente recém-formados, compromete por vezes a análise do desenvolvimento do anel do ano (Fig. 65).

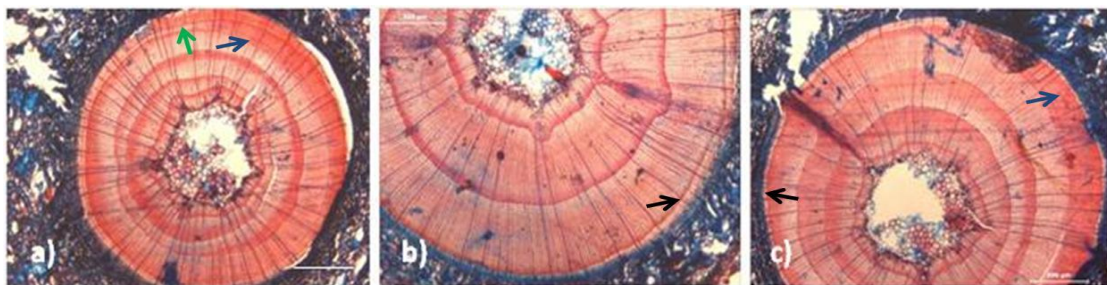


Figura 65 – Amostras da *Abies alba* de Outubro (a), Novembro (b) e Dezembro (c), registando a formação recente de anéis em meses de fim de estação (setas pretas), lenho de reacção (setas azuis) e presença de anéis falsos (seta verde). Barras: 500 μ m

Na *C. sempervirens*, a falta de definição dos anéis impossibilita a análise do desenvolvimento do anel do ano. À variabilidade já existente entre raminhos e entre árvores, acresce a impossibilidade de distinguir que parte do tecido corresponde ao anel do ano. Por outro lado, a abundância de lenho de compressão em todas as amostras, a existência frequente de anéis descontínuos e igualmente de flutuações de densidade intra-anuais, não permitem a demarcação segura de zonas de crescimento anual (Fig. 66). De qualquer forma é perceptível que o processo de maturação ainda se encontra em desenvolvimento em Novembro (Figs. 66 –d e 67) e que a zona cambial é ainda extensa (Fig. 67).

Também na *P. pinea*, a delimitação de zonas de crescimento anuais encontra-se dificultada pela presença abundante e frequente de lenho de reacção. Assim, mais uma vez não foi possível seguir o desenvolvimento do anel de crescimento do ano, não permitindo definir o período de actividade cambial da espécie (Fig. 68).

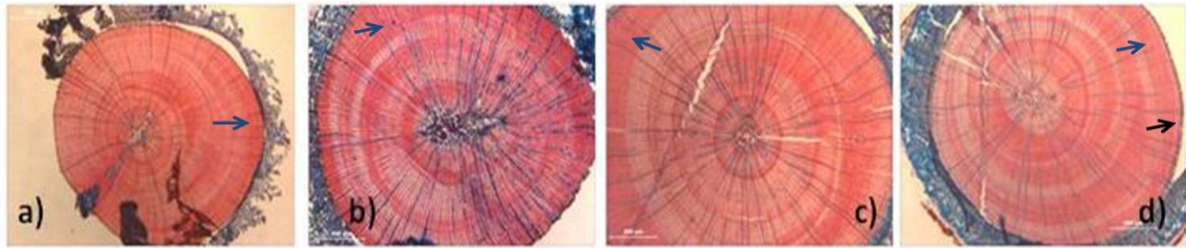


Figura 66 - Secções transversais de raminhos da *Cupressus sempervirens* recolhidos em vários meses ao longo da estação de crescimento. a) Maio; b) Agosto; c, d) Novembro). Verifica-se a presença abundante de lenho de reacção (setas azuis), formação de novo anel em Novembro (seta preta). Barras: 500 µm

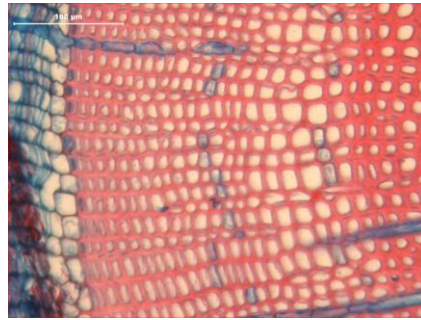


Figura 67 – Aspecto da zona cambial em *Cupressus sempervirens* em Novembro, onde se observam ainda células em processo de maturação (barra: 100 µm).

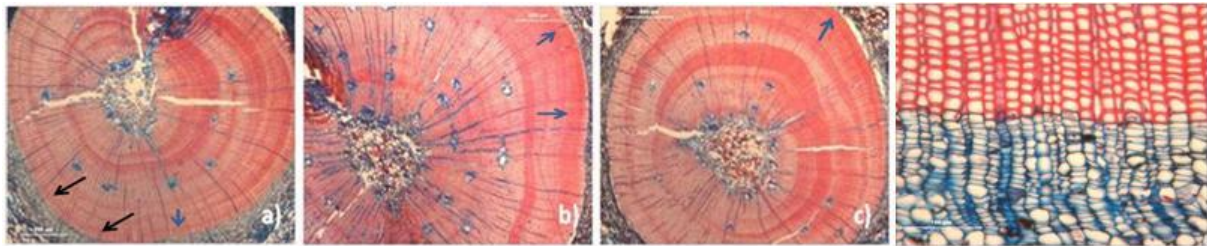


Figura 68 – Três amostras da mesma árvore da *Pinus pinea*, recolhidas no mês de Julho, demonstrando grande heterogeneidade na zona de crescimento mais recente, para além da completa indefinição de anéis. Barras: 500 µm. Em a) observa-se uma variação de densidade já perto da casca, inexistente em b) ou c) (setas pretas). Em todas, abundante lenho de reacção que dificulta a definição de zonas de crescimento anual (setas azuis). D) Zona cambial de uma amostra recolhida em Julho. Barra: 100 µm.

Relativamente às espécies folhosas, verificam-se diferenças no início de actividade e no desenvolvimento dos anéis entre amostras da mesma árvore (Fig. 69).

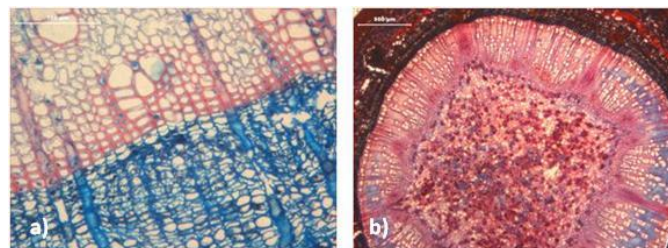


Figura 69 – Amostras recolhidas em Março da mesma árvore da *Acer pseudoplatanus*. a) Não há ainda indícios de actividade; b) Observa-se o recente início de formação de um anel.

A *A. pseudoplatanus* demonstra ser bastante reactiva, havendo grandes diferenças entre amostras, ainda que da mesma árvore (Fig. 70). Por outro lado, constata-se haver formação, aparentemente recente, de anéis em meses que se associam normalmente ao final da estação de crescimento (Julho, Agosto e Novembro) (Figs. 70 e 71 -c).

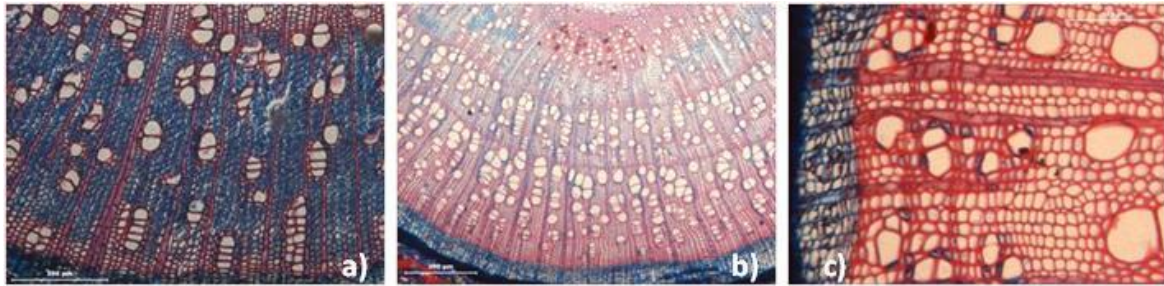


Figura 70 – Amostras recolhidas em Julho na mesma árvore da *Acer pseudoplatanus*. a) Barra: 300 µm; b) Barra: 200 µm; c) Barra: 100 µm. Em a) e b) verifica-se um anel bem desenvolvido. Em c) observa-se a formação de um novo anel ou presença de um falso anel.

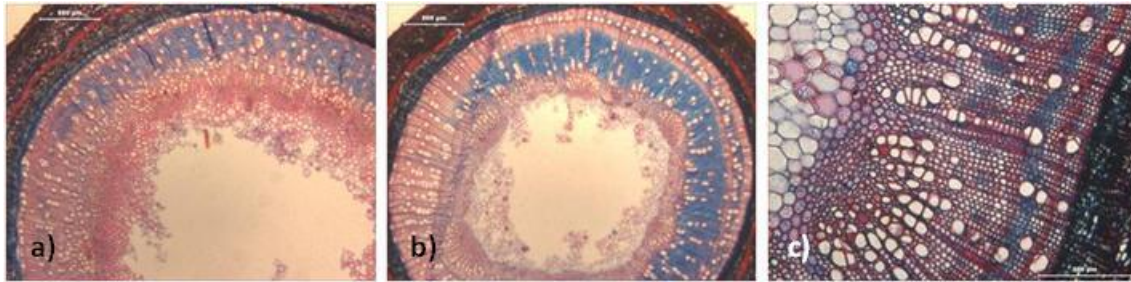


Figura 71 – Vários exemplos de formação de novos anéis no final da estação na *Acer pseudoplatanus*. a) Agosto (barra: 500 µm); b) Novembro (barra: 500 µm); c) Novembro, mas noutra árvore (barra: 200 µm).

Na *C. siliqua* a variabilidade observada não é tão grande como na *A. pseudoplatanus*, embora se verifiquem diferenças no desenvolvimento do anel entre raminhos da mesma árvore (Fig. 72). Contudo, o facto de a *C. siliqua* apresentar fraca delimitação de anéis, dificulta a definição do que é ou não crescimento do ano, o que poderá estar a influenciar esta análise.

51

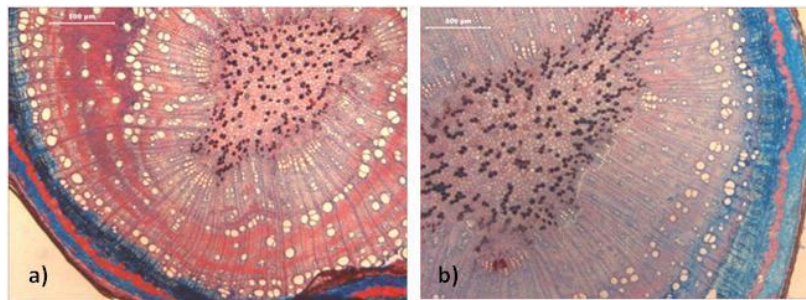


Figura 72 – Duas amostras da mesma árvore da *Ceratonia siliqua* recolhidas em Junho. a) Último anel ainda em início; b) Anel já relativamente desenvolvido. Barras: 500 µm.

A espécie *F. angustifolia* também revela menor variabilidade entre raminhos do que a *A. pseudoplatanus*. A maior variabilidade observada está relacionada com a própria conformação do raminho. Raminhos que possuem medula com forma elíptica registam anéis muito reduzidos e descontínuos (Fig. 73 -a, -b). Ao contrário, raminhos com medula arredondada, apresentam anéis contínuos e bem desenvolvidos (Fig. 73 -c). Em amostras da mesma árvore estas diferenças não permitem fazer uma análise comparativa muito válida, na medida em que a dimensão dos anéis não é comparável entre amostras de diferente configuração.

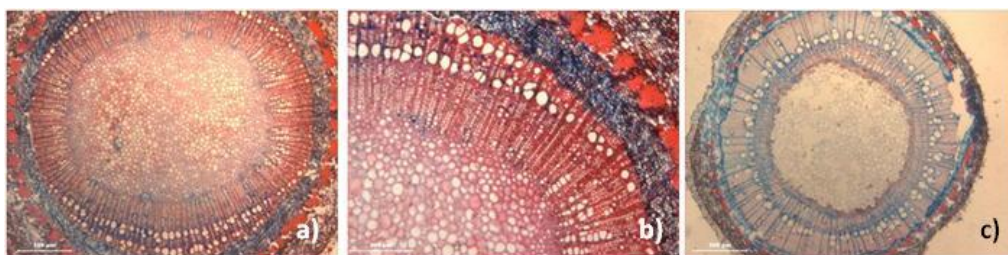


Figura 73 - Amostras da mesma árvore da *Fraxinus angustifolia*, recolhidas em Outubro. A diferença da conformação da medula – elíptica ou circular - influencia o desenvolvimento dos anéis. a) Secção de raminho de recolhido em Outubro (barra: 500 μ m); b) Pormenor da formação do último anel de a) (barra: 300 μ m); c) Secção de raminho recolhido em Outubro da mesma árvore (barra: 500 μ m).

Na *O. europaea*, não se verifica a existência de um padrão entre raminhos no desenvolvimento do anel, não permitindo a definição do período de actividade da espécie. Para além disso, verifica-se a formação do que parece ser um novo anel em diferentes meses - por vezes tardiamente - na estação de crescimento, assim como a formação de anéis descontínuos (Fig. 74), fenómenos que não permitem definir com clareza a zona de crescimento relativa ao ano.

Nesta espécie verifica-se ser comum o desenvolvimento assimétrico dos anéis, constatando-se que a produção de células nestes casos se dá apenas em partes do perímetro radial, o que resulta numa circunferência algo irregular (Fig. 75).

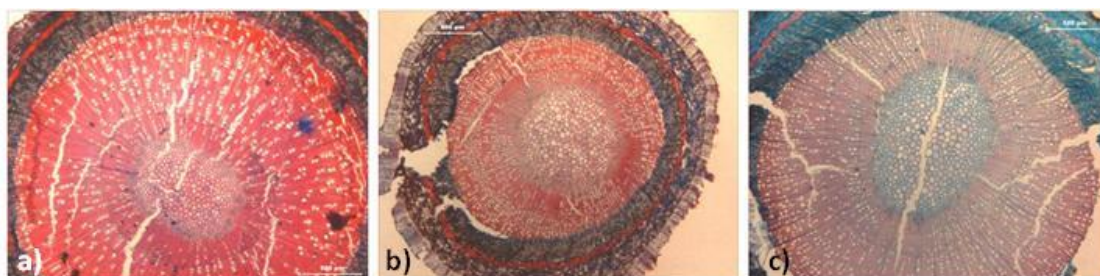


Figura 74 – Formação de anéis descontínuos na *Olea europaea*. Amostras recolhidas em a) Julho; b) Agosto; c) Outubro. Barras: 500 μ m

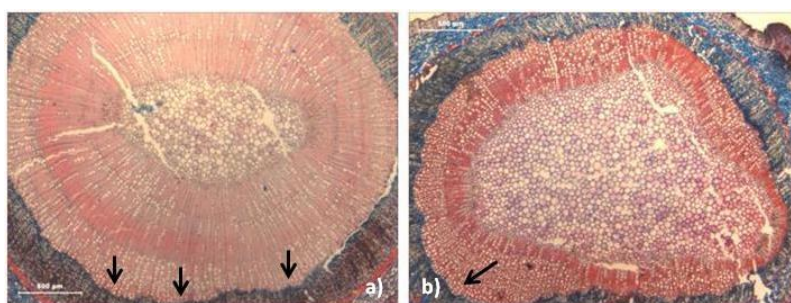


Figura 75- Assimetria na formação de anéis de crescimento na *Olea europaea* a) Desenvolvimento assimétrico do anel (setas) numa amostra de Novembro (fim da estação de crescimento); b) Circunferência de forma irregular devido à assimetria na actividade cambial ao longo do perímetro radial (a seta assinala a origem da assimetria) numa amostra recolhida em Junho, a meio da estação de crescimento. Barras: 500 μ m.

Na *P. alba*, verificam-se igualmente diferenças no grau de desenvolvimento do anel em raminhos da mesma copa (Fig. 76). Esta espécie apresenta frequentemente deformações na configuração do raminho, sendo raro observar-se um crescimento “normal”, com anéis concêntricos, circulares, com

fronteiras de anéis bem definidas e sem lenho de tensão. A grande dimensão e conformação irregular da medula, têm como resultado a formação igualmente irregular dos anéis que a contornam (Figs. 76 e 77), influenciando não só a forma mas também a sua dimensão. Esta característica dificulta a definição de um padrão de desenvolvimento do anel do ano.

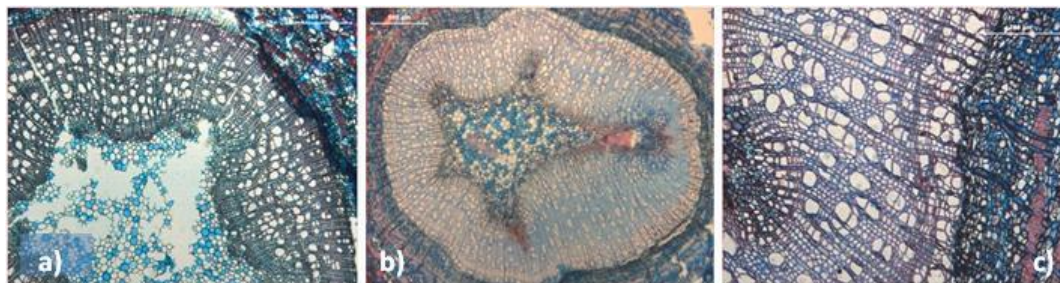


Figura 76 - Amostras da mesma árvore da *Populus alba*, recolhidas em Junho, com diferentes graus de desenvolvimento do anel. a) Anel já bastante desenvolvido (barra: 300 µm); b) Anel ainda muito incipiente (barra: 500 µm). c) Pormenor do último anel de b) demonstrando o baixo grau de desenvolvimento (barra: 200 µm).

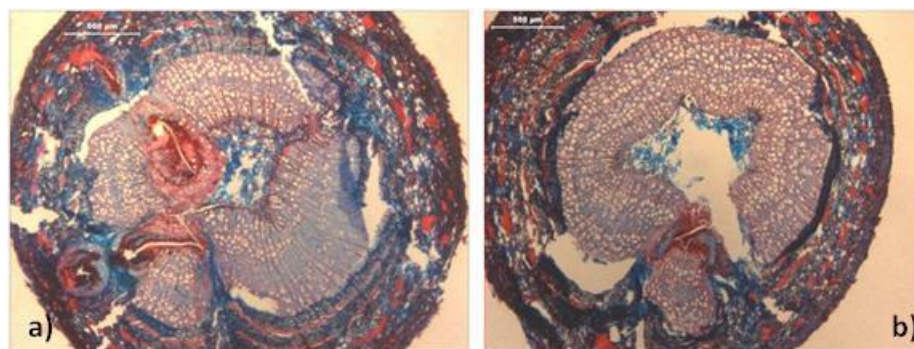


Figura 77 - Deformações dos raminhos que dificultam a observação da formação dos anéis em amostras de Agosto (a) e Julho (b) da *Populus alba* (barras: 500 µm).

A formação de anéis descontínuos é igualmente comum nos vários raminhos ao longo da estação na *P. alba*. Os fenómenos descritos tornam difícil a associação do anel que se observa a um período anual (Fig. 78).

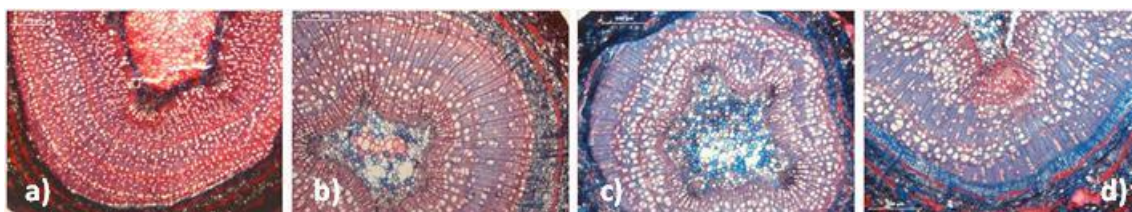


Figura 78 - Formação de anel descontínuo em amostras da *Populus alba* recolhidas em Março (a), Agosto (b), Novembro (c) e Dezembro (d) (barras: 500 µm).

A espécie *Q. suber* apresenta anéis delimitados de forma muito ténue, chegando ao ponto de ser confundível a presença de flutuações de densidade intra-anuais ou de anéis anuais (Fig. 79). Ainda assim, quando é possível reconhecer o limite entre anéis, verifica-se que ao longo da estação de crescimento, o desenvolvimento do anel é quase contínuo de mês para mês (Fig. 80). A formação de anéis tardios ou diferenças pronunciadas entre amostras da mesma árvore, não ocorrem com frequência nesta espécie (Fig. 81).

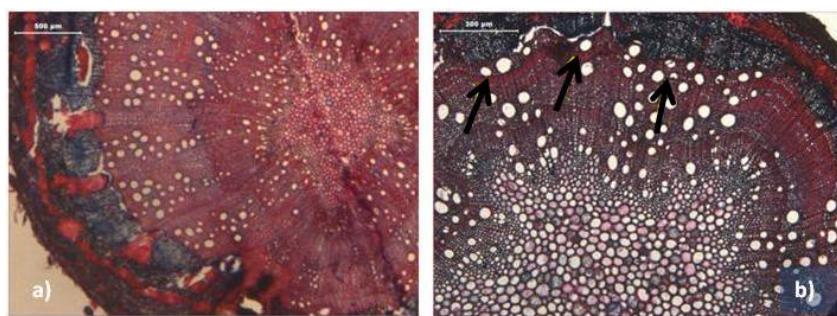


Figura 79 – Distinção dos limites dos anéis na *Quercus suber*. a) Difícil distinção entre anel falso e anel de crescimento anual verdadeiro numa amostra recolhida em Agosto (barra: 500 µm); b) Dificuldade em delimitar a fronteira entre anéis anuais numa amostra recolhida em Abril (300 µm).

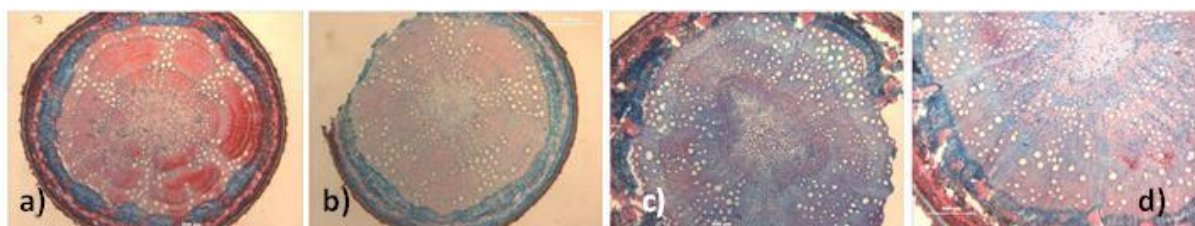


Figura 80 - Desenvolvimento do anel ao longo dos meses na *Quercus suber*. Amostras recolhidas em a) Agosto; b) Outubro; c) Novembro; d) Dezembro. Barras: 500 µm.

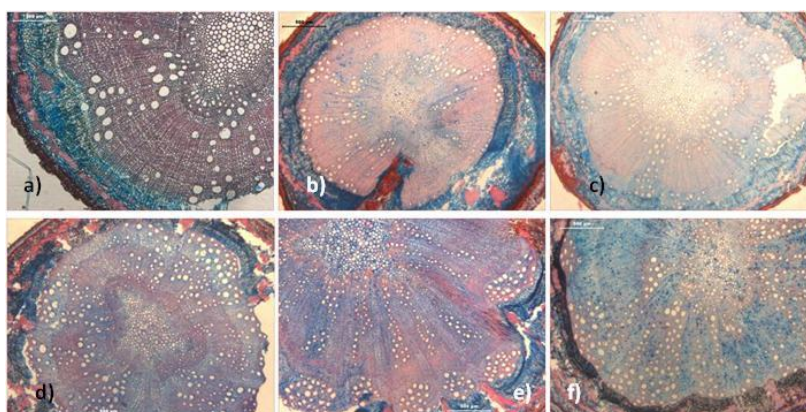


Figura 81 – Coerência no grau de desenvolvimento do anel entre amostras da mesma árvore da *Quercus suber*. a, b, c) Amostras recolhidas da mesma árvore em Maio; b, c, d) Amostras recolhidas da mesma árvore em Novembro. Barras: 500 µm.

Também na *S. terebinthifolius* se verifica, como já foi referido, haver fraca distinção entre anéis de crescimento anuais, o que praticamente impossibilita a análise da génese do anel ao longo da estação de crescimento (Fig. 82). Não havendo anéis distintos, torna-se difícil estabelecer um paralelo entre amostras, uma vez que é indefinida a zona de crescimento anual.

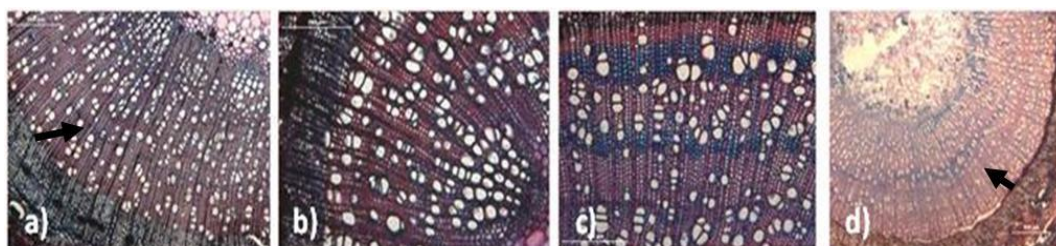


Figura 82 – Amostras de *Schinus terebinthifolius* recolhidas em Março (a, b); Agosto (c) e Outubro (d), demonstrando que a falta de anéis distintos caracteriza a espécie ao longo de toda a estação de crescimento. Anéis indistintos. Presença de variações de densidade em a) e d) (setas). Barras: 300 µm (a), 200 µm (b), 200 µm (c) e 500 µm (d).

5.3. Flutuações intra-anuais de densidade

A ocorrência de flutuações intra-anuais de densidade no anel dos raminhos das várias espécies estudadas não tem qualquer correspondência entre amostras, não sendo a sua presença/ausência generalizável nem à espécie, nem aos raminhos de uma mesma copa. Só numa minoria de casos se poderia fazer uma relação entre raminhos da mesma árvore, o que leva a crer tratarem-se de coincidências. Em seguida apresentam-se alguns exemplos demonstrativos da heterogeneidade de ocorrência e ausência simultânea de flutuações de densidade em raminhos da mesma árvore (Fig. 83).

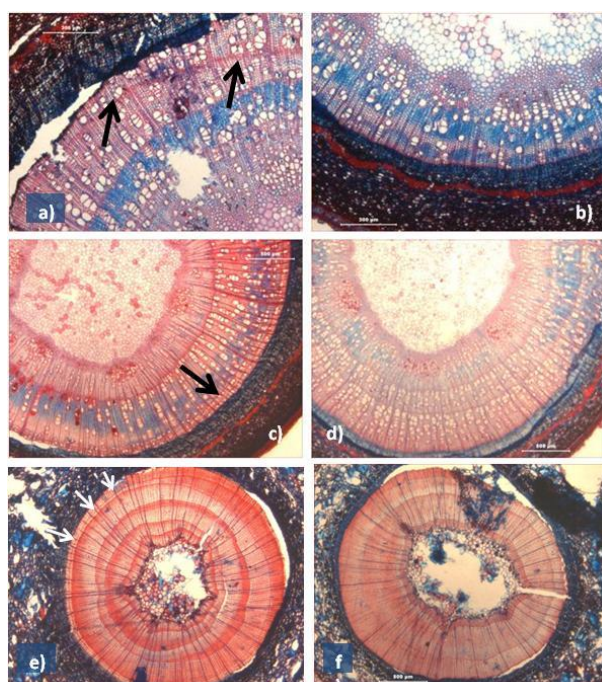


Figura 83 - Exemplos de amostras da mesma árvore e da mesma colheita em que uma apresenta formação de anel falso e a outra não. a, b) *Acer pseudoplatanus* (barra: 500 µm), amostras recolhidas em Dezembro, no final da estação. c, d) *Acer pseudoplatanus* (barra: 500 µm), amostras recolhidas em Julho, a meio da estação. e, f) *Abies alba* (barra: 500 µm), amostras recolhidas em Outubro, no final da estação. As setas assinalam a presença de anéis falsos.

5.4. Cessaç o da actividade cambial

Nas amostras referentes a Dezembro n o se esperaria actividade meristem tica, uma vez que as temperaturas s o normalmente baixas e os dias curtos, diminuindo o fotoper odo. No entanto, na *P. pinea*, *F. angustifolia*, *S. terebinthifolius* e *O. europaea*, verifica-se a presen a de c lulas resultantes da divis o do c mbio ainda em processo de maturac o (Fig. 84). A zona cambial encontra-se bastante extensa, embora menor do que quando em plena actividade, o que leva a crer j  n o estarem a ocorrer divis es celulares. A zona cambial observada corresponde a c lulas - provavelmente as  ltimas formadas - que ainda n o terminaram o seu processo de maturac o. Nas restantes esp cies, exceptuando a *A. alba*, j  n o se manifestam grandes sinais de actividade, apresentando-se a zona cambial reduzida e o lenho de fim de esta o formado (Fig. 85).

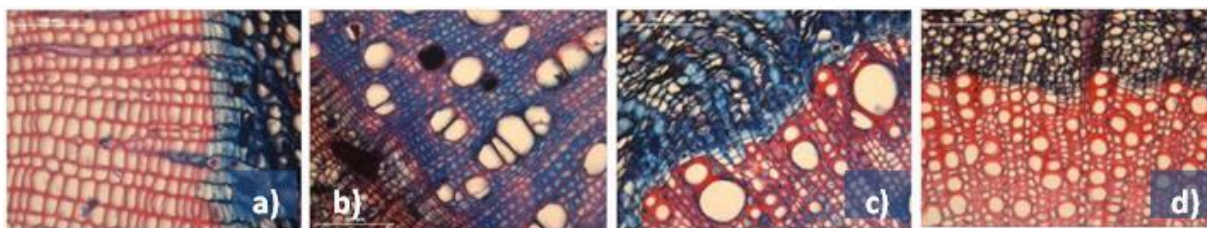


Figura 84 - Amostras recolhidas em Dezembro, no final da estação, onde se observam ainda células originárias da actividade do câmbio em maturação. a) *Pinus pinea*, b) *Schinus teribinthifolius* e c) *Fraxinus angustifolia*; d) *Olea europaea* (barras: 100 μ m).

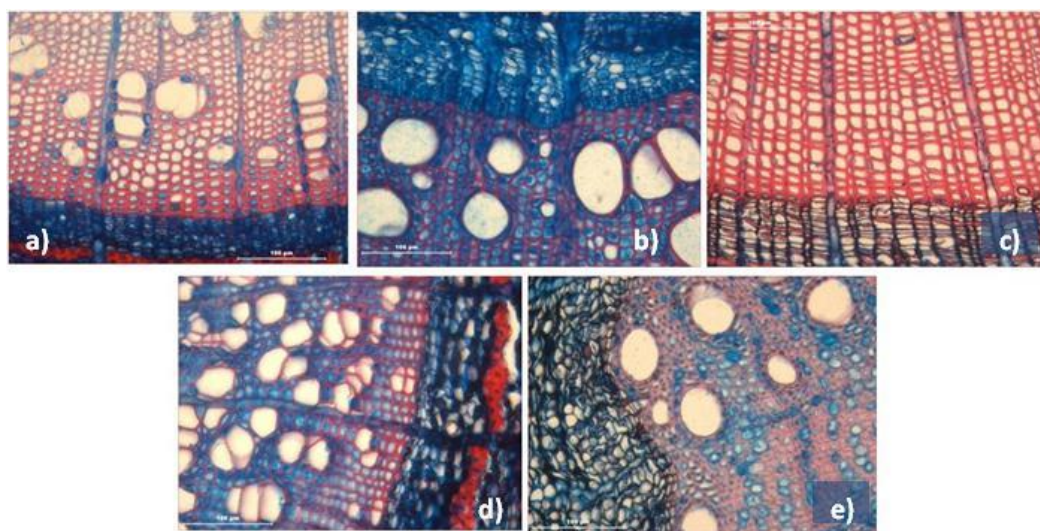


Figura 85 - Amostras de diferentes espécies, referentes ao mês de Dezembro, no final da estação, em que já não se observa qualquer sinal de actividade cambial. a) *Acer pseudoplatanus*, b) *Ceratonia siliqua*, c) *Cupressus sempervirens*, d) *Populus alba*, e) *Quercus suber* (barras: 100 μ m).

Na *A. alba*, embora o câmbio pareça inactivo, verifica-se aparente início de um novo anel de crescimento em Dezembro, em dois dos três raminhos da mesma árvore (Fig. 86 -a, -b). Contudo, no terceiro raminho observa-se já a formação de lenho de fim de estação do anel (Fig. 86 c).

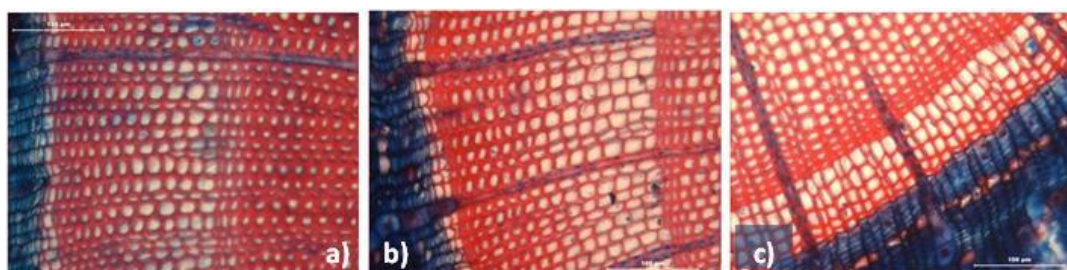


Figura 86 - Amostras da mesma árvore da *Abies alba* recolhidas em Dezembro. Presença de células de início de estação em Dezembro, que levam a crer que ainda existe actividade cambial nesta árvore. Em c) existe já formação de lenho de fim de estação (barra: 100 μ m).

Nas espécies *C. sempervirens* e *P. pinea*, como já referido na secção anterior, a dificuldade na individualização dos anéis devido a vários factores não permite definir com exactidão o período de actividade cambial. A existência de amostras com anel aparentemente ainda incipiente em Dezembro, e de amostras com o anel já desenvolvido, associada à presença de lenho de reacção com

ocorrência de anéis de compressão, não permite o estabelecimento de um padrão entre amostras no que respeita ao fim da actividade cambial das árvores.

Na *A. pseudoplatanus* verifica-se formação tardia de anéis em Novembro (Fig. 71), o que faria prever continuação da actividade no mês seguinte. Contudo, o anel que se visualiza em Dezembro parece estar já formado, observando-se em algumas amostras presença de lenho de fim de estação (Fig. 87). A ausência de sinais de actividade na zona cambial em Dezembro leva igualmente a crer já ter havido cessação de actividade cambial. No entanto, a visualização da zona cambial nesta espécie esteve dificultada pela obtenção rara de cortes anatómicos adequados para observação do câmbio (separação frequente da casca, que posteriormente cobriu a zona cambial, ocultando-a parcialmente ou por completo).

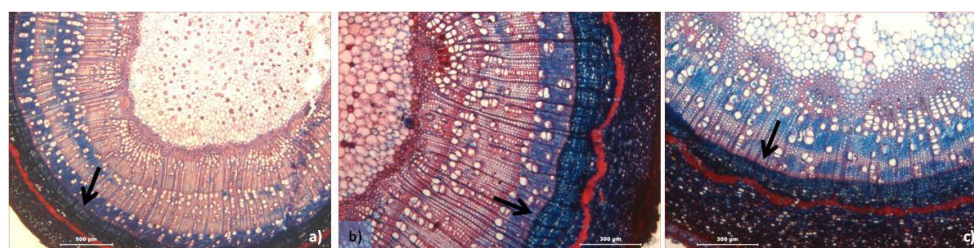


Figura 87 – Anel apresentando lenho de fim de estação na *Acer pseudoplatanus*, em amostras recolhidas em Dezembro. Barras: 500 μ m (a); 300 μ m (b, c).

Na *C. siliqua*, embora se trate de uma espécie que forma anéis pouco definidos, ao observar-se o câmbio e o que aparenta ser o anel formado, poderá assumir-se que cessa actividade em Agosto (Fig. 88). De facto, o anel encontra-se bem desenvolvido e o câmbio não aparenta já sinais de actividade.

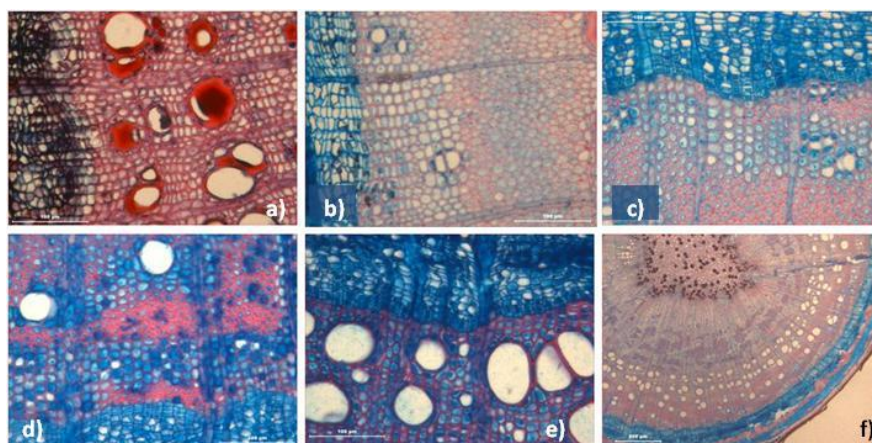


Figura 88 – Cessação aparente da actividade cambial da *Ceratonia siliqua* em Agosto. Amostras recolhidas em a) Julho; b) Agosto; c) Outubro; d) Novembro; e) Dezembro, demonstrando existir ainda actividade em Julho, pela presença de células na zona cambial ainda em maturação. De Agosto para a frente, aparentemente, a actividade cambial terá terminado, encontrando-se as células do xilema já diferenciadas e a zona cambial mais estreita, estas com menor área do que quando em plena actividade. e) Anel bem desenvolvido numa amostra recolhida em Agosto. Barras: 100 μ m (a, b, c, d, e); 500 μ m (f).

Na *F. angustifolia* o grau de desenvolvimento do anel das amostras recolhidas em Dezembro difere entre amostras, encontrando-se muito reduzido ou ainda em fase de início em algumas. A configuração da medula parece estar na origem dessas diferenças, impondo a forma dos anéis e

influenciando o seu desenvolvimento, verificando-se que os maiores anéis são de amostras com medula arredondada (Fig. 89). Na Figura 89-b) observa-se, numa amostra recolhida em Dezembro, a zona cambial com células dilatadas e um anel ainda incipientemente desenvolvido, sinais associados a actividade meristemática. Na Figura 89 -c), a amostra, também recolhida em Dezembro, apresenta o anel já bastante desenvolvido, em contraste com as outras duas amostras (Figs. 89 -a, -b). A determinação do momento de cessação da actividade cambial encontra-se assim dificultada nesta espécie, pela impossibilidade de estabelecer um paralelo entre amostras.



Figura 89 - Amostras recolhidas de diferentes árvores de *Fraxinus angustifolia* em Dezembro, no final da estação. Constatase um maior desenvolvimento do anel na amostra com medula circular (c). O anel das restantes amostras (a, b) encontra-se ainda incipiente. Barras: 500 μ m (a), 200 μ m (b) e 500 μ m (c).

Na *O. europaea*, embora se verifique a presença de células em processo de maturação, já não existem sinais de divisão celular em Dezembro. Ainda assim, não é possível definir um período para a cessação de actividade. A formação recente de anéis em meses já fora da estação, como Novembro ou Dezembro, e a formação de anéis descontínuos, tornam a avaliação do grau de desenvolvimento do anel extremamente difícil. Na Fig. 90 pode observar-se a variabilidade associada à formação do anel da *O. europaea*.

58

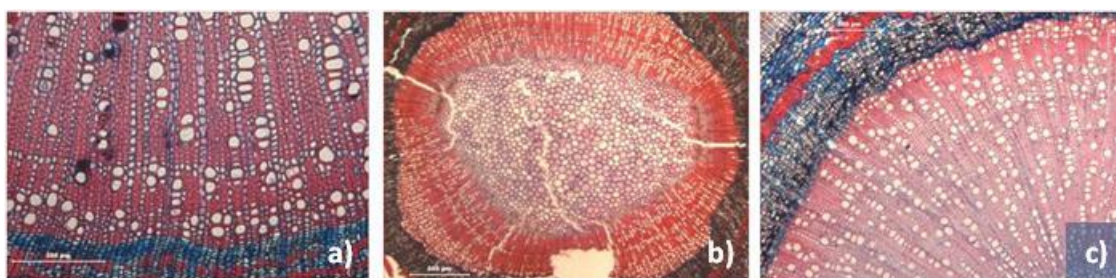


Figura 90 - Amostras da *Olea europaea* recolhidas em Novembro (a, b) e em Dezembro (c). Observam-se diferentes configurações do anel do ano. a) Anel ainda pouco desenvolvido em Novembro; b) Anel muito desenvolvido em determinadas zonas do perímetro mas sem desenvolvimento nas restantes ou c) Formação de novo anel, de forma descontínua, em Dezembro Barras: 200 μ m (a), 500 μ m (b) e 300 μ m (c).

Na *P. alba*, as principais razões para impossibilitar a definição precisa da cessação de actividade são a irregularidade da forma dos raminhos e a forma e dimensão da medula, que influenciam a conformação dos anéis, e a formação de anéis descontínuos (Figs. 76 e 77). Em todo o caso, a zona cambial aparenta estar inactiva em Dezembro (Fig. 85) e verifica-se lenho de fim de estação no anel de algumas amostras recolhidas em Dezembro (Fig. 91). No entanto, o facto de o lenho de fim de estação ser observado igualmente no anel de amostras recolhidas em meses anteriores, ainda cedo

na estação (Junho, por ex.), faz com que este não possa ser encarado como um dado conclusivo no que toca à cessação da actividade cambial. A formação de mais do que um anel por ano poderá estar na origem destas observações.

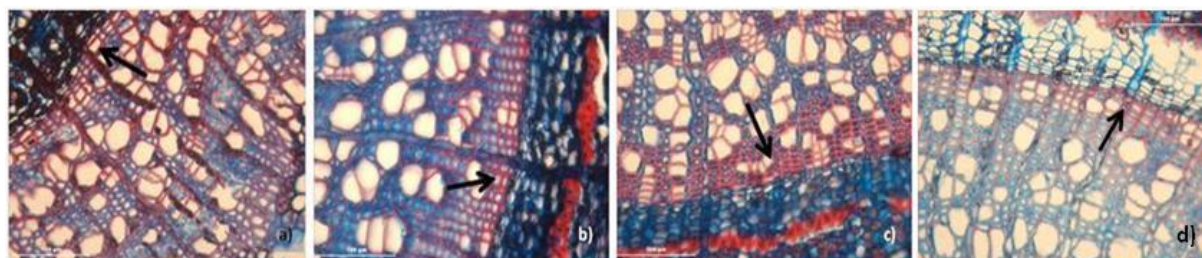


Figura 91 – Presença de lenho de fim de estação (assinalado pelas setas) no anel de amostras da *Populus alba* recolhidas em Dezembro, no final da estação de crescimento (a, c, d) e em Junho (d). Barras: 100 μ m.

Na *Q. suber*, como se referiu, os anéis têm um limite muito ténue, podendo confundir-se mesmo com anéis falsos ou variações de densidade (ver Fig. 16). Em amostras recolhidas no mês de Dezembro observa-se a formação do que parece ser um anel falso (Fig. 92). O facto de ocorrer em mais do que uma amostra recolhida em Dezembro (duas da mesma árvore), leva a crer poder tratar-se de uma reacção a um factor que está a influenciar o seu crescimento. No entanto, esse efeito não se reflecte nas restantes três amostras, pelo que poderá tratar-se igualmente de uma coincidência. Inclusivamente, numa das amostras as flutuações de densidade acompanham todo o crescimento do raminho, pelo que não é possível sequer neste caso, distinguir com certeza o anel do ano (Fig. 92-b).

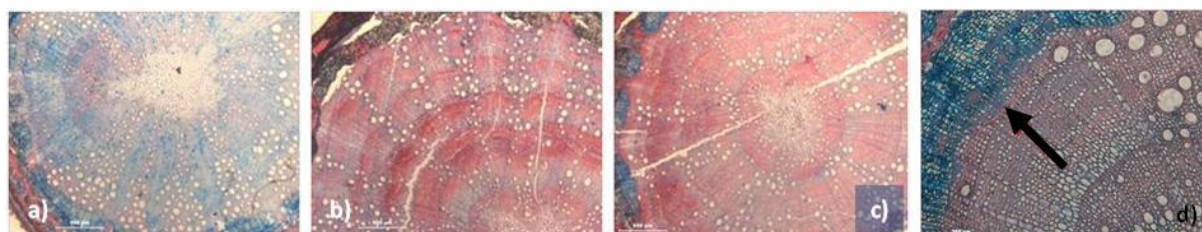


Figura 92 – Dificuldade na distinção de anéis em amostras da *Quercus suber* recolhidas em Dezembro, duas da mesma árvore (a,c). a) Díficil distinção entre anel falso e anel de crescimento anual; b, c) Dificuldade em delimitar a fronteira entre anéis anuais; d) Pormenor do anel do ano na mesma amostra de c). Barras: 500 μ m (a, b, c) e 200 μ m (d). A seta assinala o anel falso.

Em todo o caso, verifica-se no anel de amostras recolhidas em Dezembro, formação de lenho de fim de estação, já presente também em amostras recolhidas em Novembro (Fig. 93 -b, -c, -e). Adicionalmente, a zona cambial não apresenta sinais de actividade meristemática (divisões celulares) ou de maturação de células (Fig. 93 -d, -f), em Novembro ou Dezembro. Em Outubro ainda não há formação de lenho de fim de estação e a presença de células, em diferenciação na zona cambial, levam a crer existir ainda actividade meristemática (Fig. 93-a, -b).

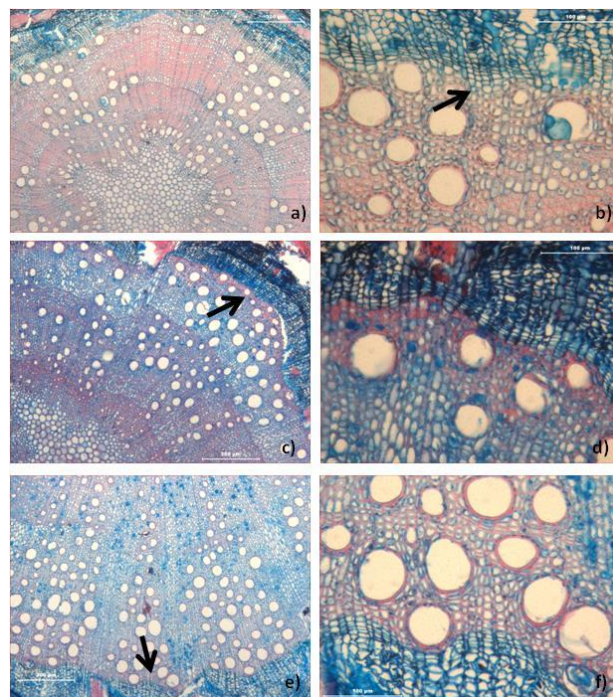


Figura 93 – Zona cambial vs anel, de amostras da *Quercus suber* recolhidas em Outubro, Novembro e Dezembro. Presença de lenho de fim de estação no anel de amostras recolhidas em c) Novembro; e) Dezembro (setas) e ausência em a) Outubro. b, d, f) Zona cambial das mesmas amostras: b) Outubro; d) Novembro; f) Dezembro. Em b) observam-se células em diferenciação (seta). Em Outubro a ausência de lenho de fim de estação no anel e a presença de células em processo de maturação na zona cambial levam a crer haver ainda actividade cambial. Em Novembro e Dezembro, a presença de lenho de fim de estação e a zona cambial, parecem estar associadas a inactividade meristemática. Barras: a, c, e) 300 μm; b, d, f) 100 μm.

Na *S. terebinthifolius* os anéis não são distintos, pelo que a actividade cambial apenas poderá ser avaliada através da observação da zona cambial. Em amostras de Dezembro observam-se sinais de actividade, traduzidos pela existência de células em maturação (que corresponderão às últimas células formadas por divisão das células do câmbio) (Fig. 84). Tendo em conta que a amostragem foi feita até ao mês de Dezembro, não se poderá afirmar nada relativamente à cessação da actividade cambial desta espécie, uma vez que ainda está a decorrer no mês em que se efectuou a ultima recolha de amostras.

Com o objectivo de demonstrar, resumidamente, a variabilidade existente na forma como cada espécie (e até cada árvore e cada raminho) desenvolve o anel de crescimento ao longo de uma estação de crescimento, sob as mesmas condições climáticas, apresenta-se na Fig. 94 uma compilação de imagens representando o anel do ano das dez espécies estudadas, em amostras recolhidas em Dezembro.

No anexo V pode consultar-se uma tabela com um resumo dos resultados para cada espécie.

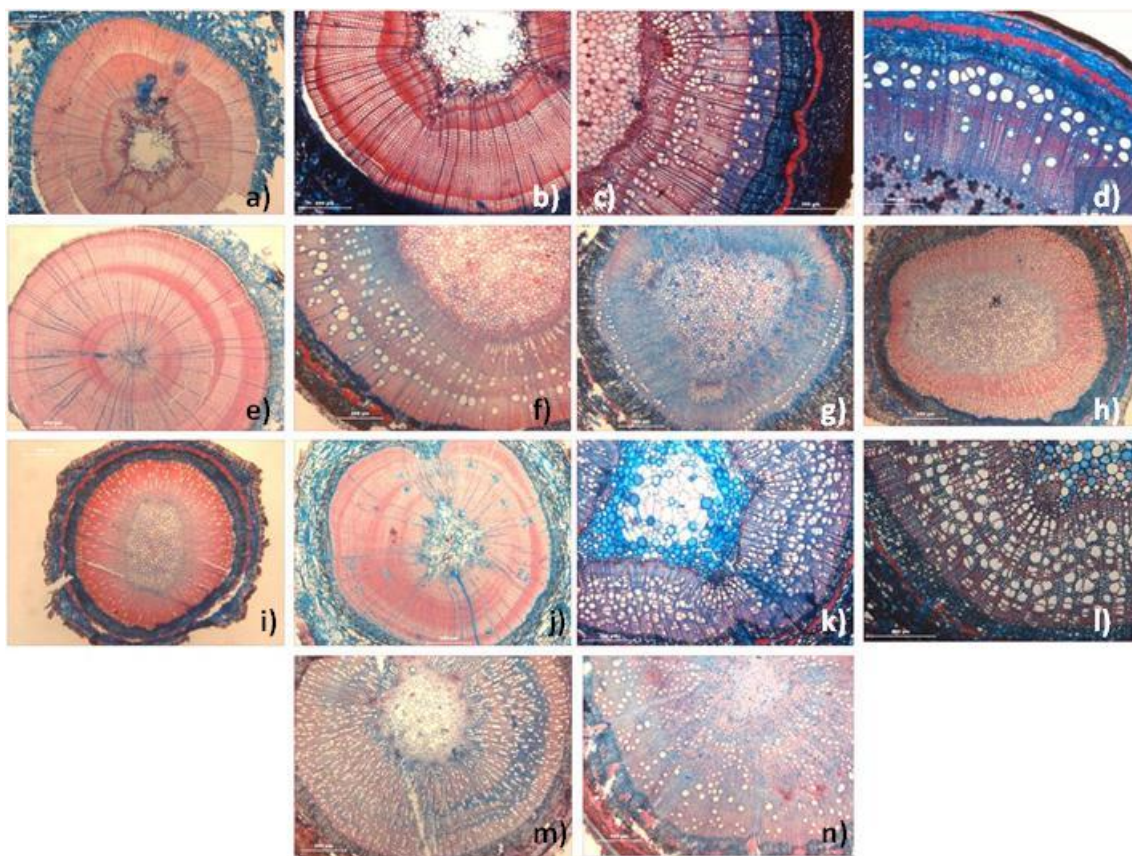


Figura 94 - Configuração do anel do ano em Dezembro em todas as espécies. O facto de algumas espécies terem representadas duas amostras tem o fim de demonstrar a variabilidade no desenvolvimento do anel ao longo de uma mesma estação de crescimento e sob o mesmo clima. a) *Abies alba* (barra: 500 μ m) e b) *Abies alba* (outra árvore; barra: 300 μ m); c) *Acer pseudoplatanus* (barra: 500 μ m); d) *Ceratonia siliqua* (barra: 300 μ m); e) *Cupressus sempervirens* (barra: 500 μ m); f) *Fraxinus angustifolia* (barra: 500 μ m); g) *Fraxinus angustifolia* (outra árvore, barra: 500 μ m); h) *O. europaea* (barra: 500 μ m) i) *Olea europaea* (outra árvore, barra: 500 μ m); j) *Pinus pinea* (barra: 500 μ m), k) *Populus alba* (barra: 300 μ m); l) *Populus alba* (outra árvore, barra: 200 μ m); m) *Schinus terbinthifolius* (barra: 500 μ m); n) *Quercus suber* (barra: 500 μ m).

V. Discussão dos Resultados

1. Formação de anéis

Das dez espécies que fizeram parte deste estudo, todas formam anéis, excepto a *S. terebinthifolius* (Fig. 19 –c, -d). Estes resultados estão de acordo com (Alves, et al., 2000), que descrevem a *S. terebinthifolius* como uma espécie que não forma anéis, de clima tropical a temperado, com vasos dispostos radialmente, em grupos. Na sua revisão de literatura sobre espécies mediterrânicas a crescer em diferentes regiões, Lipschitz et al. (1986) registaram igualmente crescimento contínuo ao longo do ano para *Schinus molle*, uma espécie muito próxima da *S. terebinthifolius*.

Lipschitz et al. (1986) consideram a actividade cambial um dos melhores parâmetros para investigar o grau de adaptação das plantas ao seu ambiente. Dado que a actividade cambial é controlada geneticamente e, em muitas plantas, o ritmo é fixado ao longo da sua evolução sob determinadas condições ambientais, as plantas bem adaptadas devem apresentar o ritmo anual da actividade cambial a coincidir com o ritmo climático. Como o ritmo adquirido é preservado, ele pode constituir um bom indicador da origem geográfica da espécie.

A *S. terebinthifolius* é uma espécie oriunda da Argentina, Brasil e Paraguai, países de clima variado, mas onde, em muitas regiões, a amplitude térmica é baixa, diferenciando-se as estações climáticas em função sobretudo da queda de precipitação. Nas zonas de clima tropical ocorrem condições para o desenvolvimento das plantas ao longo de todo o ano, o que leva à ausência de anéis de crescimento anuais na maioria das espécies lenhosas tropicais (Stahle, 1999; Cherubini, et al., 2003). Assim, ao verificar-se crescimento contínuo na *S. terebinthifolius* a crescer em clima não tropical, poder-se-á inferir tratar-se de uma situação em que o ritmo meristemático, adquirido ao longo da evolução da espécie em ambiente tropical, prevaleceu sobre as condições ambientais. Por outro lado, segundo Cherubini et al. (2003), a actividade vegetativa sob clima mediterrânico nem sempre apresenta períodos de dormência regulares, o que leva a que nem todas as espécies formem anéis. Estes autores referem ser mais realista considerar o período quiescente associado ao verão um período de repouso imposto pela secura, mais do que um período de dormência, propriamente dito, facto que poderá estar igualmente na origem da ausência de anéis.

Nas restantes espécies estudadas verificou-se a presença de anéis, embora em algumas a sua definição se encontrasse algo dificultada, tanto pela falta de clareza na transição de células de fim de estação para as de início de estação do anel seguinte, como pela irregularidade do tecido formado, em consequência da ocorrência de fenómenos como lenho de reacção ou anéis falsos e/ou descontínuos. A *C. sempervirens* apresentou, nas amostras observadas, anéis quase indiscerníveis (Fig. 18 -a), devido à presença abundante de lenho de reacção e à aparente falta de padrão na formação de anéis. Lipschitz et al. (1986) estudaram o ritmo cambial e a formação da madeira em

várias espécies perenes (*P. pinea*, *C. sempervirens*, *Q. suber*, *C. siliqua* e *O. europaea*) a crescer em Israel e regiões vizinhas sob o efeito de clima mediterrânico, através de uma vasta revisão de literatura. Os autores descrevem a *C. sempervirens* como tendo duas a três paragens de crescimento no ano, resultando na formação de dois a três anéis nos ramos (três em árvores jovens), o que poderá explicar a aparente irregularidade na formação de anéis nos resultados aqui apresentados. Os autores concluem tratar-se de uma espécie bem adaptada ao clima mediterrânico, seguindo as suas particularidades sazonais, conclusão que parece ser suportada pela aparente formação de anéis múltiplos encontrada no presente trabalho.

Na *C. siliqua* verificou-se nas amostras analisadas que, existindo anéis, estes não são muito definidos, sendo a divisão entre eles marcada acima de tudo pela presença de vasos maiores formando um círculo em torno do anel, e que de alguma forma demarcam o que aparenta ser um início de estação (Fig. 15). Lipschitz et al. (1986) não registaram paragens no crescimento desta espécie, observando apenas uma redução de actividade no inverno, pelo que concluem poder esta espécie ser oriunda de climas tropicais. Adicionalmente, em Itália, registou-se na *C. siliqua* paragem de crescimento no inverno (Cherubini, et al., 2003), o que realça o facto de diferentes ambientes de crescimento poderem influenciar o ritmo de crescimento de uma mesma espécie. Face ao descrito nestes dois trabalhos e aos resultados aqui obtidos, e ainda tendo em conta a possível origem tropical da espécie, poderá concluir-se que a *C. siliqua* revela maior plasticidade ou capacidade de adaptação do que a *S. terebinthifolius*, apresentando comportamentos diferentes conforme as condições de crescimento.

Na *P. pinea* a delimitação de zonas de crescimento anuais é dificultada, senão impossível, uma vez que, como referido por Schweingruber (2007), nesta espécie não se formam propriamente anéis, mas sim variações de densidade que revelam as zonas de crescimento (Fig. 18 –b, -c)

A espécie *P. alba* revelou difícil definição de anéis devido, acima de tudo, à porosidade difusa (Fig. 19 –a, -b). Sendo os vasos praticamente da mesma dimensão ao longo do anel. Assim, a separação entre anéis de crescimento ficou dependente da maior ou menor diferença encontrada entre vasos de início e de fim de estação. Estas características estão de acordo com o reportado por Schoch et al. (2004). Por outro lado, a irregularidade associada à conformação dos anéis da *P. alba*, em função da dimensão e forma da medula, foi igualmente reportada por Schweingruber (2007). Na *F. angustifolia*, ocorre o mesmo fenómeno, de forma muito visível, uma vez que os raminhos com diferentes configurações, e, por conseguinte, diferentes formas da medula (elíptica a circular), apresentam estruturas de anéis completamente diferentes (Fig. 17). Também esta espécie é referida por Schweingruber (2007) como exemplificativa da relação entre o padrão dos anéis de crescimento e a forma da medula.

A *A. pseudoplatanus* apresentou anéis bem definidos (Fig. 14), cujos limites, segundo Schoch et al. (2004), correspondem a fiadas de fibras achatadas marcam as fronteiras dos anéis de crescimento nesta espécie.

Na *A. alba* a transição entre anéis é abrupta, sendo bem definida a separação entre as épocas de crescimento (Fig. 13). Schoch et al. (2004) referem-se à conspicuidade dos anéis nesta espécie, realçando a forma abrupta com que os anéis se sucedem, após uma transição gradual do lenho de início para o de fim de estação. Permanece, no entanto, a dúvida sobre o período de tempo associado à formação de cada anel. O mesmo sucede com a *A. pseudoplatanus*, ou mesmo com a maioria das espécies aqui observadas, em maior ou menor grau. A ocorrência de anéis tardios na estação, fenómeno discutido mais à frente nesta tese, pode ser um reflexo da existência de mais do que uma época de crescimento ao longo de um ano, que resulta no reinício da actividade cambial, com consequente formação de novo anel. Para além disso, na *A. alba*, a presença de “anéis de compressão”, muitas vezes descontínuos, contribuiu para a suspeita de que os anéis observados não correspondem ao crescimento lenhoso de um ano.

Na *Q. suber* verificou-se, tal como reportado por (Sousa, et al., 2009), que a existência de diferentes classes de dimensão de vasos ao longo do anel, favorece a distinção dos anéis (Fig. 16). Os vasos dispõem-se em cadeias radiais (*flame-like*) que iniciam com vasos de maior diâmetro, gradualmente reduzindo de diâmetro ao longo do anel. Sousa et al. (2009) referem que os limites entre anéis são identificados pela presença de fibras com paredes espessas e radialmente achatadas e pela variação no diâmetro dos vasos.

Na *O. europaea*, a porosidade difusa e o frequente agrupamento de vasos, verificado igualmente por autores como De Micco et al. (2008), dificulta a distinção dos anéis, ao conferir um aspecto quase uniforme ao anel (Fig. 20). Por outro lado, a presença de fibras liberiformes, referidas por De Micco et al. (2008) como sendo as únicas células constituintes do tecido fundamental nesta espécie, poderá por vezes mascarar os limites entre anéis, que consistem em poucas (1 a 2) camadas de células achatadas, de menor diâmetro.

2. Lenho de reacção

Verificou-se formação abundante de lenho de reacção na grande maioria das espécies estudadas, estando presente em todas as resinosas e em quatro das sete folhosas. O lenho de tensão destacou-se do restante tecido lenhoso por se apresentar azul, após coloração com safranina e azul astral. A cor azul está associada à ausência de lenhina na parede celular (Carlquist, et al., 1985).

O lenho de reacção no tronco e ramos surge para contrariar inclinações forçadas devidas a pressões externas. Nos raminhos, devido à sua dimensão e inserção no seio da copa, o significado e a frequência da presença de lenho de reacção não serão os mesmos, quando comparando com o tronco ou ramos. Segundo Schweingruber (2006), a madeira de ramos e raminhos reflecte as alterações ao nível das condições fisiológicas e forças mecânicas actantes. Este facto, hipoteticamente, poderá levar a que haja formação de tecidos de reacção nos raminhos, mesmo sob condições que não despoletariam a sua formação, por exemplo, no tronco. A menor dimensão dos

vasos dos raminhos face aos do tronco, é igualmente indicadora de alguma tensão física (Schweingruber, et al., 2006; De Micco, et al., 2008).

Nas resinosas, designadamente *A. alba*, *P. pinea* e *C. sempervirens*, o lenho de compressão impossibilitou em muitos casos a distinção da fronteira entre anéis, e o acompanhamento do desenvolvimento do último anel (Figs. 21 a 23). Segundo (Westing, 1965), os traqueídeos do lenho de compressão adquirem uniformemente uma espessura da parede tal, que o lenho de início e de fim de estação se tornam indistinguíveis em secção transversal. Por outro lado, segundo o mesmo autor, a transição do lenho de início para o lenho de fim de estação, parece ocorrer mais cedo na madeira de reacção, uma vez que esta apresenta uma proporção muito maior de lenho de fim de estação do que a madeira normal.

Tanto nas espécies folhosas como nas resinosas aqui estudadas, observou-se que o lenho de reacção formado nem sempre teve um carácter unilateral (Fig. 22 e 26), revelando mais do que uma origem de pressão em muitos raminhos. Nestes casos a origem da pressão pareceu alterar-se ao longo do tempo, revelada por aparentes diferenças de localização do tecido de reacção. Por vezes, a área de incidência do lenho de reacção na secção transversal do raminho abrangeu grande parte da secção, apresentando-se em mais do que um lado do raminho. A razão da pluralidade no lado afectado, poderá residir na alteração da pressão actuante de ano para ano, ou mesmo intra-anualmente (Schweingruber, 2007), o que levará à formação de lenho de reacção nos locais sujeitos a compressão, conforme o ponto de acção da força actuante. Não se demonstrou existir um padrão na localização do lenho de reacção na secção transversal dos raminhos. A formação de lenho de reacção dentro de cada anel, não aparentou seguir uma lógica generalizável, surgindo tanto no lenho de início, como no lenho de fim de estação, tendo-se formado inclusivamente o que aqui se denominou, de “anéis de compressão” nas resinosas, em que a totalidade do tecido do anel formado aparenta ser de reacção. A localização do lenho de reacção poderá ser reveladora da ocorrência de eventos ecológicos, da sua natureza, e do período em que terá ocorrido, designadamente se durante o período de repouso, aparecendo nesse caso o lenho de reacção no lenho de início de estação do ano seguinte, se durante a estação de crescimento. Schweingruber (2007) avança diferentes leituras para a localização do lenho de reacção: início de estação, fim de estação, ao longo de toda a estação, ou formado indiferentemente ao longo do anel. Contudo, no caso das amostras analisadas, não foi identificado um padrão que permita chegar a conclusões acerca da natureza do factor actuante, ou do período em que teve lugar a sua acção.

Os raminhos encontram-se, de uma forma geral, sujeitos a grande pressão fisiológica e mecânica (De Micco, et al., 2008; Schweingruber, 2007). A proximidade das folhas, a elevada razão superfície/volume e a exposição a que se encontram sujeitos, tornam-nos extremamente vulneráveis e reactivos à acção de factores externos (vento, pressões mecânicas, intempéries em geral) e internos (fisiológicos). Assim, a sensibilidade registada na frequência da formação do lenho de

reação, por vezes em simultâneo em vários lados da amostra, poderá também estar associada a sua posição na copa. Para além disso, sendo a secção transversal do raminho de área reduzida, é natural que o reflexo da reação a qualquer factor actuante, abranja facilmente a sua quase totalidade.

As diferenças encontradas entre espécies quanto à presença ou ausência de lenho de reação poderão residir na conformação da copa. Dentro das folhosas, as espécies *P. alba* e *A. pseudoplatanus*, foram as que revelaram maior incidência de lenho de tensão. Por outro lado, a *Q. suber* foi a espécie que menos pareceu desenvolver tecido de reação. Tanto a *P. alba* como a *A. pseudoplatanus* têm raminhos com folhas simples, que ficam pendentes e sujeitos à acção do vento que provoca movimentos constantes na copa. A *Q. suber* pelo contrário, possui uma copa arredondada, densa, com folhas pequenas e rígidas, características que à partida diminuem a movimentação da copa e a exposição dos raminhos aos factores externos. Assim, hipoteticamente, a conformação da copa e as características dos raminhos poderão influenciar o grau de vulnerabilidade a que os últimos estão sujeitos, colocando-os numa situação em que se encontram mais ou menos sujeitos à acção dos factores externos.

Verificou-se a presença de fibras liberiformes no xilema secundário de algumas espécies, nomeadamente *Q. suber*, *O. europaea* e *C. siliqua* (Fig. 27). No entanto, é possível que a presença das fibras liberiformes seja generalizável igualmente às restantes espécies, e que a ocorrência abundante de lenho de tensão, esteja a obscurecer essa presença. Estas células destacam-se, por exemplo, dos fibrotraqueídeos, pela maior dimensão do lúmen, existência de espaços intercelulares e pela sua ocorrência em grupos com diferentes padrões, desde grupos grandes a bandas de células (Vazquez-Cooz, et al., 2006). Estes autores, num estudo que efectuaram com quinze espécies do género *Acer*, com o objectivo de quantificar e caracterizar as fibras liberiformes, concluíram existir diferenças ao nível da concentração ou composição da lenhina existente nas paredes celulares das fibras liberiformes e dos fibrotraqueídeos.

Schweingruber et al. (2006) e Schweingruber (2007) associam a presença de grupos de fibras liberiformes no lenho de fim de estação de algumas espécies à idade (jovem) da madeira. Os autores ressaltam no entanto a raridade com que esta associação pode ser feita. Em todo o caso, considerando o facto de todo este estudo se basear na análise de madeira jovem (raminhos com três anos de idade) não se poderá deixar de referir a eventualidade da presença das fibras liberiformes estar associada à idade da madeira.

O facto de os raminhos estarem submetidos a pressões mecânicas constantes, poderá justificar o maior investimento na formação de fibras liberiformes, tecido exclusivamente de suporte, do que em fibrotraqueídeos, que têm também papel no transporte.

3. Formação de anéis falsos

A formação de anéis descontínuos, a presença de variações de densidade e o início tardio de anéis, associadas à ocorrência frequente de lenho de reação, constituíram situações frequentes na

generalidade das espécies (Figs. 28 a 42). A dificuldade, ou mesmo impossibilidade, de estabelecer um padrão no desenvolvimento destas anomalias na formação do xilema secundário parece estar associada ao facto, já aqui discutido, de os raminhos se encontrarem sob constantes pressões fisiológicas e mecânicas. A sua posição na árvore, a proximidade das folhas e a sua pequena dimensão, revelada por uma razão superfície/volume muito alta, tornam os raminhos extremamente sensíveis e reactivos a pressões externas e internas. Assim, a presença de anéis falsos ao longo de toda a estação de crescimento, sem aparente relação entre raminhos da mesma espécie ou da mesma árvore, e o início de formação de um anel no final da estação, reflectem a forma como os raminhos respondem ao ambiente em que se desenvolvem.

Numa copa, e tendo como base o raminho, existe uma multiplicidade de situações diferentes no que diz respeito às condições climáticas, intensidade de luz ou grau de ensombramento, exposição às intempéries, proximidade das folhas, etc., levando a que cada raminho possa encontrar-se sujeito a microclimas distintos, consoante a sua posição na copa. Assim sendo, os efeitos visíveis na anatomia do xilema secundário formado ao longo de uma estação de crescimento, das quais é exemplo a formação de anéis falsos, poderão reflectir a situação particular de cada raminho na copa.

Por outro lado, o clima mediterrâneo pode provocar um duplo-stress sobre as plantas (Liphschitz, et al., 1986; Villar-Salvador, et al., 1997; Cherubini, et al., 2003; Schweingruber, et al., 2006; Campelo, et al., 2006; Luis, et al., 2007), designadamente em anos em que o inverno se revele particularmente frio, levando à paragem da actividade cambial mais do que uma vez por ano, o que confere um ambiente potencial para a formação de anéis falsos (Campelo, et al., 2006).

Contudo, a formação de anéis falsos no Mediterrâneo acontece de forma irregular no espaço (em diferentes locais ao mesmo tempo) e no tempo (em anos diferentes no mesmo local), pelo que se torna difícil relacionar o evento com uma data ou período de ocorrência (Cherubini, et al., 2003). Por outro lado, sendo aqui posto como hipótese que o desenvolvimento lenhoso dos raminhos é resultado do efeito das condições locais, mais do que reflexo das condições regionais, algo já afirmado por autores como Schweingruber (2007), poderá argumentar-se ser o clima regional, e as suas particularidades, um factor irrelevante para as características observadas ao nível do xilema secundário formado em raminhos. No entanto, crê-se que, embora as condições vigentes localmente sejam as preponderantes, no que concerne ao desenvolvimento lenhoso de um raminho, o estado geral da planta será afectado pelo clima regional, o que irá necessariamente influir na formação da copa. Por outro lado, as condições existentes ao nível dos vários nichos que se criam no seio da copa, são irremediavelmente afectadas pelo clima geral que se impõe a uma escala regional. Decorre assim que ambos os argumentos serão importantes, hipoteticamente, numa tentativa de justificação da variabilidade observada ao nível da formação do xilema secundário em raminhos.

Parham (1983) atribui a formação de anéis falsos a um fluxo excepcional de crescimento na copa superior, decorrente da actividade dos gomos, referindo que um efeito dessa natureza pode não ter

consequências ao nível do tronco. Esta afirmação vai de acordo com a grande frequência deste fenómeno nos raminhos analisados. Contudo, segundo Panshin & DeZeeuw (1980) cit. por De Luis et al. (2007), para que haja formação de anéis falsos, os factores subjacentes à sua formação têm de estar activos tempo suficiente para assegurar que as auxinas reactivam o câmbio. Adicionalmente, segundo Schweingruber (1996) cit. por De Luis et al. (2007), terão de existir células em fase de diferenciação, aquando da ocorrência das condições climáticas anormais, influenciando estas a direcção dessa diferenciação. Tendo em conta o que foi dito acima e a teoria subjacente à activação do câmbio, que se baseia no fluxo basipetal de auxinas produzidas nos gomos aquando do início da actividade meristemática terminal, que irão activar o câmbio, a proximidade dos raminhos aos gomos foliares confere-lhes uma posição privilegiada. No caso de haver produção de auxinas, rapidamente, a informação hormonal chega ao câmbio ao nível dos raminhos, estando o reinício de actividade, assim como a sua cessação, facilitados nestas estruturas, relativamente ao tronco ou raiz. Por outro lado, sob a influência de clima mediterrânico, como já foi referido, a actividade pode durar todo o ano, desde que haja condições para o desenvolvimento vegetativo. Mesmo durante os períodos associados, regra geral, a períodos de dormência, caso as condições se revelem adequadas, dar-se-á a reactivação do câmbio, prolongando-se a actividade até que as condições climáticas não permitam a sua continuação. Esta situação leva a que a presença de células em fase de diferenciação na zona cambial possa ser prolongada ao longo do ano. Daqui pode inferir-se a relativa facilidade com que as alterações ao nível do ambiente se reflectem na actividade cambial, pelo menos em espécies do mediterrâneo. Adicionalmente, autores como (Fritts, 1976; Campelo, et al., 2006; Giantomasi, et al., 2011) referem que árvores sujeitas a condições extremas de crescimento, como é o caso dos longos períodos de seca que caracterizam o clima mediterrânico, respondem mais fortemente a variações climáticas. Por outro lado, a pressão constante a que os raminhos estão sujeitos, resulta numa situação de stress contínuo, o que poderá levar igualmente a uma resposta mais forte às condições externas.

Em espécies tropicais, Amobi (1974) verificou haver formação de mais do que um anel de crescimento por ano. Este fenómeno foi associado a situações em que a rebentação de gomos aconteceu mais do que uma vez, à existência de ramos laterais, de inflorescências ou de lesões, que induziram a formação de anéis múltiplos. Nas amostras analisadas verificou-se formação tardia de anéis, podendo a sua origem estar relacionada com uma destas ocorrências. As espécies que se desenvolvem em clima mediterrânico continuam a sua actividade meristemática enquanto existirem condições para isso. Mesmo durante o período de quiescência, que ocorre geralmente no verão, se as condições de temperatura e humidade se alterarem, estas poderão retomar actividade.

Outra possível justificação para a ocorrência de anéis tardios é a formação de anéis falsos, que podem estar a confundir-se com anéis de crescimento. Ocorrendo flutuações de densidade intra-

anual num período próximo do final da estação, a sua presença poderá erradamente ser interpretada como início de formação de um novo anel.

Relativamente à presença de anéis descontínuos, Parham (1983) relaciona a sua formação com a existência de uma deficiência local no câmbio (dormência, p.e.), que pode afectar um ou mais anéis. Embora o autor circunscreva este fenómeno a árvores de clima temperado, a razão da sua ocorrência deverá ser idêntica em anéis de árvores de outras regiões climáticas.

4. Porosidade e agrupamento de vasos

De entre as espécies de folhosas analisadas verificou-se que, em várias, os vasos se encontram agrupados em grupos de dois ou mais, orientados radialmente, ao mesmo tempo que outros ocorrem isolados. Apenas a *Q. suber* apresentou exclusivamente vasos isolados (Fig. 40). Segundo autores como (Baas, et al., 1985; Carlquist, et al., 1985; Cherubini, et al., 2003; De Micco, et al., 2009; Baas, et al., 1987), existe uma elevada proporção de espécies da região mediterrânica com vasos agrupados, e grande número de vasos por área da secção transversal. Como referido no capítulo I - 5.2, o agrupamento de vasos pode representar uma adaptação à secura, no sentido de evitar a supressão do sistema condutor aquando da ocorrência de embolismos (Cherubini, et al., 2003; De Micco, et al., 2008; Fonti, et al., 2007). No entanto, o agrupamento de vasos como estratégia de segurança condutora é uma hipótese que gera alguma controvérsia, uma vez que o aumento da área ocupada pelas pontuações que ligam os vasos como resultado do aumento de relações inter-vasos, poderá favorecer a propagação do embolismo (Hacke, et al., 2006; De Micco, et al., 2008). Por outro lado, a eficácia e a segurança do sistema condutor dependem de varias características, que envolvem não apenas a dimensão e a frequência dos vasos, mas também as particularidades da parede celular e da membrana das pontuações que ligam os elementos condutores, assim como a relação existente entre os vasos, as fibras e os traqueídeos (De Micco, et al., 2008).

A *Q. suber*, embora não sendo descrita como tendo porosidade em anel (Baas, et al., 1987; Carvalho, 1997; Leal, et al., 2007) apresenta diferenças visíveis no diâmetro dos vasos de início e de fim de estação (Fig. 16). A transição é mais ou menos gradual ao longo do anel, dependendo das amostras, chegando mesmo, em alguns casos, a assemelhar-se à denominada porosidade em anel. A presença de vasos de diferentes classes de dimensão é considerada uma característica importante para a combinação da eficiência e segurança da condução de água através do sistema condutor. A segurança está associada a vasos de menor diâmetro, cuja tendência para a formação de embolismos é menor; a maior eficiência do transporte, pelo contrário, é atingida em vasos de maior diâmetro, que permitem um maior fluxo de água (Cherubini, et al., 2003; De Micco, et al., 2008; Schweingruber, 2007; Villar-Salvador, et al., 1997; Carlquist, et al., 1985; Preston, et al., 2006; Tognetti, et al., 1998). Gilbert (1940) associa as espécies com porosidade em anel à zona temperada, a norte do equador. Baas et al. (1987) relacionam igualmente as características do xilema com o ambiente, constatando que as espécies com porosidade difusa e vasos extremamente estreitos são mais comuns no

Mediterrâneo do que na situação contrastante da zona boreal. Nas observações feitas ao longo deste trabalho, verifica-se uma maioria de espécies com porosidade difusa, o que está de acordo com os registos dos autores. As espécies em que se observou agrupamento de vasos, a par de vasos isolados, apresentam porosidade difusa a semi-difusa.

4.1. *Espécies com porosidade em anel e agrupamento de vasos*

Apenas a *C. siliqua* e a *F. angustifolia* revelaram porosidade em anel a difusa (a semi-difusa, na *C. siliqua*) (Figs. 15 e 17), embora no caso da *F. angustifolia*, o grau de desenvolvimento do raminho, e mesmo dos anéis, pareçam influenciar a distribuição dos vasos e sua dimensão. Efectivamente, em três amostras desta espécie, em que o crescimento secundário é maior e os anéis presentes são em maior número (cerca de cinco) - levando a crer tratar-se de raminhos mais velhos relativamente às outras amostras - a distribuição dos vasos nos anéis é nitidamente difusa, enquanto noutras amostras, com menor número de anéis e menor desenvolvimento de cada um, a porosidade é claramente em anel. No entanto, na maior parte dos raminhos da *F. angustifolia* a porosidade em anel é dominante. Na *C. siliqua* os vasos são grandes, relativamente aos das outras espécies estudadas, e de contorno circular, dispondo-se principalmente no lenho de início de estação. Os poucos vasos existentes no lenho de fim de estação são de menores dimensões. Nesta espécie o agrupamento de vasos é menor, tratando-se de grupos pequenos, de dois a três vasos, que ocorrem com menor frequência do que os vasos isolados. A existência de vasos de diferentes dimensões no início e no fim do anel, providencia as condições para a manutenção da segurança e eficácia na condução (Baas, et al., 1987). Eventualmente, neste caso, a presença de grupos de vasos pode tornar-se redundante como estratégia de segurança do sistema condutor, justificando a menor incidência de grupos de vasos e a menor dimensão dos agrupamentos existentes.

70

4.2. *Espécies com porosidade difusa e agrupamento de vasos*

Nas espécies com porosidade difusa (incluindo aqui as amostras da *F. angustifolia* com porosidade difusa), com vasos de menor dimensão e com apenas uma classe de dimensão, em que a primazia parece ser dada à manutenção da segurança do sistema condutor, o agrupamento de vasos tem uma presença importante. Espécies como *A. Pseudoplatanus*, *O. europaea*, *P. alba* e *S. terebinthifolius*, apresentam porosidade difusa e grande tendência para o agrupamento de vasos, assim como maior densidade de vasos em geral, embora esta seja variável, dentro da própria espécie. Na *O. europaea*, por exemplo, verificou-se grande variabilidade na densidade de vasos, por vezes entre anéis, dentro da mesma amostra (Fig. 47).

Segundo a bibliografia, a *A. pseudoplatanus* é caracterizada por possuir fiadas radiais de dois a três vasos (Carvalho, 1997; Schoch, et al., 2004), sendo esta característica geneticamente determinada. No entanto, verificaram-se, nas amostras aqui analisadas, agrupamentos radiais mais extensos (Fig. 43), chegando a agregar até cerca de dez células, o que poderá estar relacionado com o ambiente

climático a que as árvores estão sujeitas (clima mediterrânico). Igualmente, De Micco et al. (2008), num estudo comparativo entre a madeira de raminhos e do tronco de algumas espécies mediterrânicas, ao longo de um gradiente climático, concluíram que em praticamente todas as espécies estudadas, o agrupamento de vasos tende a diminuir com a idade da madeira. Partindo do princípio que os registos bibliográficos sobre a porosidade da madeira têm como base a madeira do tronco (mais antiga relativamente à dos raminhos), este facto poderá justificar as diferenças encontradas nos raminhos da *A. pseudoplatanus*.

Na *P. alba*, a informação extraída das amostras de raminhos vai de acordo com a presente na bibliografia (Carvalho, 1997; Schoch, et al., 2004), designadamente a agregação de vasos é frequente e acontece em pequenos aglomerados, em fiadas radiais ou em grupos menores radiais ou tangenciais, estando os vasos isolados também sempre presentes (Fig. 48). A ocorrência de vasos de diferentes dimensões é comum, embora sem grande contraste de dimensão. Os vasos isolados têm maiores dimensões do que os que formam grupos e encontram-se normalmente no lenho de início de estação (Carvalho, 1997; Schoch, et al., 2004; Baas, et al., 1987).

4.3. Agrupamento de vasos no primeiro anel de crescimento

Todas as espécies, exceptuando-se a *Q. suber*, revelaram agrupamento de vasos no primeiro ano de vida do raminho, correspondente ao anel formado ao redor da medula (Fig. 50). Gilbert (1940), registou, em secções efectuadas mesmo abaixo do nó, agrupamento de vasos mais frequente no xilema secundário do primeiro anel formado. O autor associou o fenómeno ao abastecimento da copa, nomeadamente das folhas situadas imediatamente acima. O fenómeno foi observado nos vários tipos de porosidade por Gilbert (1940), e confirmado aqui, com as observações feitas nos raminhos.

4.4. Particularidades dos raminhos

Verificaram-se algumas diferenças entre a informação extraída da bibliografia ao nível de características das espécies, e as observações efectuadas. Por exemplo, nas amostras da *Fraxinus angustifolia* e da *Populus alba* constata-se uma tendência nítida para a formação de madeira com porosidade semi-difusa a difusa (Figs. 36 –b, 37-b). No entanto, na bibliografia são descritas como tendo porosidade em anel. De Micco et al. (2008), concluíram que a estrutura anatómica da madeira não se altera muito do tronco para os raminhos. Existem no entanto pequenas diferenças ao nível da densidade e dimensão dos vasos, sendo os raminhos caracterizados por vasos de menor diâmetro e em maior número por área da secção transversal. Por outro lado, os autores atribuem aos raminhos uma configuração dos vasos menos definida. Por exemplo, as espécies identificadas na literatura como tendo porosidade em anel, tenderam a exibir porosidade semi-difusa, ao contrário da explícita configuração em anel presente na madeira do tronco e reportada na bibliografia, fenómeno também registado aqui. As conclusões de De Micco et al. (2008) poderão estar na origem das diferenças

referidas para a *F. angustifolia* e *P. alba*. A tendência para a porosidade difusa revelada nos raminhos estudados aqui e por De Micco et al. (2008), poderá igualmente estar associada ao facto de o xilema nos raminhos se encontrar sob maior pressão -devido à ocorrência de tensões maiores nas colunas de água ao nível dos raminhos terminais, que se encontram numa posição mais elevada no corpo da árvore (De Micco, et al., 2008) – levando a que o seu sistema condutor se revele mais preparado para suportar situações que ponham em causa a sanidade e eficácia dos vasos. Adicionalmente, Gilbert (1940), verificou que quase todos os géneros por si estudados, descritos como tendo porosidade em anel na madeira adulta, revelaram ter porosidade difusa no primeiro ano de crescimento. Esta situação em algumas espécies persistiu ao longo de um certo número de anéis, antes da condição adulta ser atingida (Gilbert, 1940).

5. *Desenvolvimento do anel do ano*

A variabilidade observada ao nível das amostras de raminhos, devido à ocorrência de anomalias no desenvolvimento do xilema secundário, designadamente lenho de reacção, flutuações intra-anuais de densidade, anéis descontínuos e anéis cujo desenvolvimento teve início, aparentemente, em meses que corresponderiam ao final da estação de crescimento, dificultou a definição dos anéis de crescimento, impossibilitando o objectivo inicial de monitorização do desenvolvimento do anel do ano em cada espécie. Assim, ilações ou generalizações acerca da forma como se desenvolve o anel nas várias espécies estudadas, revelaram-se impossíveis através deste método de amostragem e de análise (método histológico baseado em raminhos). Em todo o caso faz-se em seguida uma análise do que foi possível observar no contexto do desenvolvimento do anel, não se incorrendo no entanto em generalizações, uma vez que a variabilidade foi a característica mais presente no desenvolvimento dos raminhos das dez espécies.

Verificaram-se algumas diferenças intra-específicas relativamente ao período de actividade cambial, existindo árvores da mesma espécie com diferentes comportamentos no que diz respeito ao início de actividade cambial (ver *O. europaea*, Fig. 60). Cherubini et al. (2003) concluem que, no contexto mediterrânico, a resposta cambial ao clima pode ser modificada através de adaptações fisiológicas, tanto ao nível da espécie como da árvore. Assim, indivíduos da mesma espécie terão diferentes respostas cambiais consoante o ambiente a que são submetidos. Amobi (1974), num estudo efectuado na Nigéria sobre a actividade cambial de algumas espécies tropicais, e a sua relação com a rebentação dos gomos, regista igualmente diferenças na actividade cambial entre raminhos da mesma árvore, designadamente ao nível da cessação de actividade.

A variabilidade de resposta associada aos raminhos, pelas razões já expostas neste capítulo, e a diversidade de microclimas que se criam na copa de uma árvore, contribui ainda mais para a heterogeneidade do comportamento meristemático ao nível das amostras de raminhos. Ainda assim, em Abril o câmbio de todas as espécies estudadas já se encontrava activo. O facto de a amostragem

ser mensal limita a análise mais pormenorizada das diferenças ao nível da actividade cambial entre amostras, já que algumas não ficarão registadas.

No decurso da estação de crescimento, as diferenças entre amostras permaneceram. Por exemplo, na *A. alba* registaram-se diferenças consideráveis no grau de desenvolvimento do anel em amostras da mesma árvore no mês de Julho (Fig. 64), embora em Junho se tivesse observado alguma homogeneidade entre amostras do mesmo indivíduo. O mês de Julho foi caracterizado por precipitação nula e por um aumento de temperatura, podendo estar estas condições na origem da formação de anéis falsos. No entanto, num ambiente como o da copa, não é de esperar uniformidade na reacção a eventos macroclimáticos, dependendo sempre dos microclimas que actuam ao nível do raminho. De qualquer forma verifica-se de facto uma disparidade de situações neste mês, não encontrada por exemplo no mês anterior, em que o clima era propício ao desenvolvimento da madeira.

Na *P. pinea* foi registado por Lipschitz et al. (1986) um ritmo típico de clima temperado, com paragem de crescimento no inverno, tendo os autores classificado a espécie do “tipo mediterrânico temperado”. Na observação nas amostras da Tapada da Ajuda, foi difícil concluir acerca da cessação de actividade desta espécie, devido à dificuldade em visualizar os anéis, e às diferenças existentes entre amostras de raminhos. No entanto, verifica-se que em Dezembro existem ainda células em pleno processo de maturação na zona cambial (Fig. 84 -a), não parecendo já existir divisões celulares no câmbio, o que poderá ir de acordo com os resultados de Lipschitz et al. (1986).

A *O. europaea* apresenta sinais de início de actividade entre Março e Abril (algumas amostras demonstram já sinais de actividade em Março, ver Fig. 60) e demonstra ainda actividade de diferenciação celular, em Dezembro, embora já sem divisões celulares na zona cambial. Em árvores crescendo em Itália, Lipschitz et al. (1986) registaram duas épocas de crescimento, separadas por dois períodos de dormência ou de redução de actividade, no inverno e no verão. No caso do presente estudo, a cessação de actividade no inverno ainda poderá ter ocorrido, na medida em que nas amostras recolhidas em Dezembro já não se observam divisões celulares na zona cambial. A paragem estival de crescimento registada em Itália e referida por Lipschitz et al. (1986) não foi aqui observada, visualizando-se actividade cambial nos meses de Julho e Agosto. A razão para tal poderá residir mais uma vez no facto de 2010 ter sido um ano anormalmente húmido, quando comparado com os nove anos anteriores, existindo, associada às temperaturas relativamente elevadas, melhores condições para o crescimento vegetativo. Contudo, a variabilidade encontrada na formação de anéis entre as várias amostras, demonstra que poderá ter havido formação de mais do que um anel durante a estação de crescimento, visto ser frequente a presença de anéis pouco desenvolvidos no final da estação nas amostras da *O. europaea*.

Na generalidade das amostras verifica-se não existir consistência no desenvolvimento do anel ao longo da estação, algo que pode ser explicado pelo facto de as amostras consistirem em estruturas

diferentes cada mês (recolheram-se mensalmente raminhos diferentes de zonas variadas – ou pelo menos não necessariamente coincidentes – da copa). Com a variabilidade - já aqui discutida - de ambientes de desenvolvimento vegetativo na copa, a heterogeneidade observada no desenvolvimento do anel em cada amostra é expectável.

A presença de falsos anéis e de outras variações de densidade poderá revelar maior ou menor sensibilidade da espécie ao ambiente em que se desenvolve, na medida em que a sua presença reflecte uma reacção a alterações ambientais (melhoria ou pioria das condições de desenvolvimento). Tratando-se aqui de raminhos da copa, a sensibilidade é já por si grande. Mas comparando entre raminhos de diferentes espécies poderá distinguir-se, de entre elas, as mais ou menos sensíveis, ou as que apresentam maior ou menor variabilidade de raminho para raminho na formação da madeira. A *C. siliqua* revelou menor variabilidade no desenvolvimento do xilema secundário nas várias amostras, relativamente, por exemplo à *A. pseudoplatanus*. Devido ao facto de a delimitação dos anéis de crescimento na *C. siliqua* ser muito ténue, a avaliação aqui feita poderá estar a ser influenciada. Por outro lado, verificou-se nesta espécie o que parece ter sido cessação de crescimento em Agosto. Vários factores poderão estar na origem desse facto. Para além de Agosto ter sido um mês quente e seco (temperatura média mensal de 25,6 °C e precipitação média mensal de 0,8 mm, tendo sido de 0 mm em Julho), a árvore amostrada não apresentava grande vigor, encontrando-se a crescer como árvore de arruamento, ao lado de uma estrada alcatroada, na berma de uma vala. A falta de vitalidade aparente poderá ter contribuído para a paragem de crescimento registada em Agosto, potenciada por condições desfavoráveis para o crescimento vegetativo. Para além disso, a *C. siliqua* é uma espécie que desenvolveu mecanismos de defesa da secura (Lo Gullo, et al., 1988), o que poderá explicar a paragem de crescimento em Agosto. Até Dezembro não se verificou qualquer sinal de reactivação, podendo, no entanto, ter sucedido nos meses seguintes não amostrados (Janeiro e Fevereiro do ano seguinte).

A *Q. suber* revelou ser a espécie com menor variabilidade no grau de desenvolvimento do anel. Embora esta espécie apresente delimitação das zonas de crescimento (anéis) muito ténue, verifica-se que a formação de anéis tardios ou diferenças pronunciadas entre amostras da mesma árvore não ocorrem com frequência nesta espécie. Poderá concluir-se daqui ser uma espécie menos reactiva a alterações que ocorram no ambiente em que se desenvolve, na medida em que não se observam grandes oscilações de comportamento entre amostras do mesmo mês, ou entre meses. Por outro lado, poderá igualmente ser o ambiente que se cria na copa ao nível dos raminhos que, pela sua conformação densa e arredondada, se torna mais homogéneo nesta espécie, resultando numa maior coerência no desenvolvimento do xilema secundário e da informação inscrita na madeira das amostras.

Em amostras da *Q. suber* recolhidas no mês de Dezembro verificou-se a presença de um anel falso (Fig. 92). Se se tiver em conta o clima que caracterizou o mês de Dezembro, verifica-se que foi um

mês quente, para a época (média mensal de 17,3 °C) e muito húmido (média mensal de 192 mm). Humidade e temperaturas amenas são boas condições para o desenvolvimento e crescimento das árvores, ou das plantas em geral. Esta conjuntura climática poderá ter contribuído para a reactivação da actividade após um período de cessação. De qualquer forma, como já foi referido, assumpções baseadas no clima regional serão, à partida, de relevância reduzida para a formação da madeira de raminhos da copa das árvores. No entanto, os microclimas que se formam no seio da copa serão também influenciados pelo macroclima actuante.

A *Q. suber* parece iniciar actividade em Abril, verificando-se em Outubro / Novembro ainda alguma actividade evidenciada pela existência de células em maturação (Fig. 59). Lipschitz et al. (1986) registaram nesta espécie diferentes ritmos cambiais de ano para ano, consoante as variações no clima. Assim, em anos mais secos, a espécie iniciou actividade na primavera e revelou paragem de crescimento no verão, enquanto em anos especialmente húmidos o crescimento continuou até ao fim do outono. O ano de 2010 foi efectivamente um ano particularmente húmido, tendo-se registado 1063,8 mm de precipitação, sendo a média dos anos anteriores desde 2001, de 652.2 mm. Estes dados poderão justificar o facto de não se ter registado paragem de crescimento no verão na *Q. suber*. Por outro lado, os meses secos de verão seguidos de um inverno húmido poderão estar na origem da formação frequente de anéis falsos nas várias espécies, decorrente da reactivação da actividade cambial.

6. Método de amostragem

O método de amostragem utilizado consistiu na recolha de raminhos da copa de árvores de dez espécies diferentes, a crescer num ambiente relativamente homogéneo, para estudar a actividade cambial e o processo de desenvolvimento da madeira nas várias espécies. Com este método pretendeu-se superar algumas das desvantagens reportadas para outros métodos de amostragem, designadamente: o impacto na árvore resultante do corte mensal de três raminhos de três anos deverá ser mínimo e inferior ao de qualquer um dos métodos descritos no capítulo I - 5 (exceptuando o dendrómetro); a amostra estudada não influencia as amostras subsequentes (com formação de tecidos traumáticos, por exemplo) uma vez que os raminhos colhidos são diferentes entre amostragens; a colheita de amostras é um processo simples e barato, de fácil aplicação também em folhosas (de madeira mais dura); a preparação das amostras para observação e análise está também facilitada pela maior praticabilidade de seccionamento de raminhos, relativamente à madeira do tronco (mais dura).

Ao longo da análise das amostras das várias espécies foi evidente a variabilidade subjacente à formação do xilema secundário, mesmo considerando a unidade da árvore. Por outro lado, tratando-se de raminhos diferentes em cada recolha, o anel do ano apresentou-se por vezes maior na época anterior do que na seguinte (Fig. 62), facto que não leva a qualquer conclusão acerca do desenvolvimento do anel, mas que é facilmente justificável pelas diferenças naturais existentes entre

raminhos: dimensão (espessura e comprimento), condições locais que afectam o crescimento de cada um e o grau de desenvolvimento em cada mês, etc. Assim, raminhos com anéis de maior dimensão embora mais novos aquando da recolha, são apenas consequência da variabilidade existente na copa. Contudo, análises quantitativas ficaram inviabilizadas pela impossibilidade de comparar raminhos diferentes de mês para mês. A quantidade de amostras recolhidas por árvore (três amostras por árvore, mensalmente) não é suficiente para que se dilua o efeito da diferença.

Apesar da variabilidade introduzida pelo método de amostragem, alguns aspectos específicos relacionados com o crescimento secundário foram identificados e registados. O início da actividade cambial constitui um dos aspectos passíveis de serem analisados, apesar da variabilidade observada na formação dos anéis. A actividade cambial pode ser reconhecida através da observação da zona cambial, o que, apesar das diferenças observadas ao nível da forma como se desenvolve o anel (ou os anéis), não compromete o registo de início de actividade. Ou seja, ainda que o desenvolvimento de formação do xilema secundário não suceda de uma forma coerente e contínua em todas as espécies e/ou amostras, esse facto não compromete o registo do início da actividade cambial, que se fundamenta maioritariamente na observação da zona cambial. Uma zona cambial extensa, com células amplas, de parede fina, revela, regra geral, que existe actividade meristemática do câmbio.

Por outro lado, perceber quando cessa a actividade cambial revelou-se uma tarefa mais difícil. Efectivamente, espera-se que à observação da zona cambial esteja associada a formação de um anel completo. No entanto, verificaram-se casos (ver Fig. 86) em que a actividade cambial aparentemente teria cessado, e, no entanto, o anel até aí formado, aparentava estar ainda incompleto (sem lenho de fim de estação formado, por exemplo, ou ainda incipiente, em termos de dimensão). Adicionalmente, o grau de desenvolvimento do anel demonstrou ser muito variável entre amostras da mesma espécie, facto que não permitiu o estabelecimento generalizado de um período para a cessação de actividade ao nível específico. Apenas numa espécie (*C. siliqua*), em que a amostragem consistiu em uma árvore (ou seja, três raminhos em cada mês), se conseguiu estabelecer um padrão. No entanto, o número de amostras não é suficiente para se poder tirar ilações acerca da espécie, ainda mais tendo em conta a variabilidade encontrada no desenvolvimento lenhoso dos raminhos, em todas as espécies, em maior ou menor grau.

O método revelou-se ineficaz na monitorização da formação anual do xilema secundário. Lipschitz et al. (1986), no seu estudo comparativo da actividade cambial em várias espécies mediterrânicas, depararam-se com dificuldades na análise devido à estrutura irregular dos anéis de crescimento em muitas das espécies. No caso actual, o facto de o tecido analisado pertencer a raminhos contribuiu ainda mais para a indefinição dos anéis, devido à presença de várias reacções (lenho de reacção, anéis falsos, anéis descontínuos, formação tardia de anéis, etc.) no lenho formado, como resultado da grande pressão (mecânica e fisiológica) a que estão sujeitas estas estruturas na copa. Assim, a sensibilidade dos raminhos, associada às diferentes condições de crescimento sob a copa, e o facto

de as estruturas amostradas serem diferentes de mês para mês, impossibilitou o seguimento contínuo do processo de desenvolvimento do anel de crescimento. Autores como Amobi (1974), Lu et al. (1975) e Schweingruber (2007) referem também a importância de incluir a fenologia da planta no estudo da actividade cambial. O comportamento foliar, o início da floração, etc., são processos importantes na iniciação da actividade cambial e que não foram aqui analisados. Assim, a justificação para parte da variabilidade observada ao nível da formação do xilema secundário, nomeadamente da formação de anéis falsos ou tardios, poderá residir na ocorrência de fenómenos de floração ou iniciação dos gomos foliares.

No que diz respeito particularmente às flutuações de densidade intra-anuais, não se pode esperar uma relação forte entre o (macro)clima e a formação de anéis falsos nas amostras de raminhos (Schweingruber, 2007). Por outro lado, a dificuldade em relacionar flutuações intra-anuais de densidade com o clima, foi já referida por Rigling et al. (2002) cit. por Campelo et al. (2007), que argumentaram ser quase impossível determinar com precisão o momento de ocorrência do evento que desencadeia a formação de um anel falso, através da sua posição relativa na secção transversal. No entanto, Campelo et al. (2007) alegam que essa é uma afirmação válida apenas para locais com estações de crescimento curtas. No entanto os autores concordam que até à data existem poucos estudos para zonas com estações de crescimento longas.

Concluindo, o método de recolha de raminhos revelou-se pouco adequado para atingir a totalidade dos objectivos a que se propôs. Relativamente ao estudo da actividade cambial, a utilização de raminhos revelou alguma eficácia, na medida em que a sua análise não depende da distinção de anéis, sendo suficiente a observação directa da zona cambial. A observação de formações especiais no lenho (lenho de reacção, ocorrência de anéis falsos ou de variações de densidade da madeira) ou o estudo generalizado da anatomia da madeira foi também eficazmente alcançada. Contudo, o método demonstrou-se ineficaz nas análises que se baseiam na comparação de anéis entre amostras, devido, sobretudo, à enorme variabilidade na formação de anéis registada entre amostras. Assim ficaram inviabilizadas quaisquer avaliações quantitativas de crescimento ou qualquer tentativa de calendarização na forma como se desenvolvem os anéis.

Deste modo, para que seja possível associar-se os fenómenos observados na madeira com o clima vigente, algumas alterações deverão ser feitas. Assim:

- As amostras devem ser feitas com maior periodicidade, para que a maior parte do processo de desenvolvimento da madeira fique coberto, permitindo datar com mais segurança eventos intra-anuais;
- As amostras devem ser extraídas da mesma parte da árvore ao longo do período de amostragem, viabilizando assim a comparação entre amostras;
- As amostras devem ser compostas por material de zonas da árvore cujo sinal climático não seja mascarado por sinais com uma microescala de influência.

No fundo, estas alterações implicariam uma mudança de método, recorrendo possivelmente às ferramentas descritas no capítulo I - 5, tendo em conta a relação custo/eficácia.

No entanto, a recolha de raminhos continua a representar várias vantagens, nomeadamente ao nível da facilidade, simplicidade e baixo custo do processo de recolha, e da sua aplicabilidade a madeiras mais duras. Deste modo, para tornar o método mais interessante do ponto de vista da análise de formação dos anéis, a recolha de raminhos deverá seguir alguns princípios que guiem a selecção das amostras, com o objectivo de tornar a informação contida em cada raminho passível de comparação. Assim, a recolha deverá seguir as seguintes linhas:

- A selecção dos raminhos deverá ter em atenção a sua posição na copa, recolhendo as várias amostras com a maior homogeneidade possível, segundo um critério previamente estabelecido (ex. do mesmo lado da copa, na mesma situação de ensombramento, etc.);
- Obter maior homogeneidade ao nível da dimensão das amostras (espessura do raminho) estabelecendo previamente uma medida de espessura máxima e mínima;
- Ter atenção à presença de deformidades na amostra que possam vir a pôr em causa a viabilidade da sua análise ou da sua preparação (seccionamento);
- Ter em linha de conta a fenologia da planta, registando os processos a decorrer e que podem influenciar o crescimento secundário da árvore (formação de folhas novas, queda das folhas em espécies caducifólias, floração, frutificação);
- Aumentar o número de amostras por árvore e o número de árvores por espécie;
- Aumentar o número de amostragens por mês (quinzenalmente, p. ex.);
- Seleccionar espécies para estudo que formem comprovadamente anéis distintos.

VI. Conclusões

O presente estudo iniciou-se com o objectivo principal de testar um método novo para o estudo da actividade do câmbio vascular. O método consistiu no seguimento do crescimento do xilema secundário em espécies arbóreas ao longo de uma estação de crescimento, através da observação de cortes anatómicos de raminhos amostrados com periodicidade mensal. Pretendia-se eliminar ou minimizar as desvantagens associadas à utilização de métodos conhecidos, descritos na bibliografia, nomeadamente no que concerne ao impacto da extracção das amostras sobre a árvore, ao custo associado ao processo de amostragem, e à sua aplicação com igual facilidade em espécies resinosas e folhosas.

Concluiu-se que a utilização de raminhos como objecto de estudo introduz grande variabilidade nos resultados, no que diz respeito à formação do anel de crescimento. Os raminhos estão sujeitos a uma multiplicidade de microclimas dentro do copado que se reflectem em diferenças notórias ao nível do desenvolvimento do xilema secundário. Deste modo, raminhos recolhidos da mesma árvore e na mesma data podem ser bastante diferentes e não existe necessariamente uma coerência temporal no desenvolvimento do anel. Adicionalmente, a proximidade dos gomos e das folhas confere aos raminhos uma situação de prioridade em termos de iniciação da actividade cambial. Consequentemente, os raminhos são muito sensíveis a qualquer pequena alteração no ambiente envolvente que não se reflectiria na anatomia do tronco ou raízes. De entre as possíveis marcas deixadas, resultantes de alterações ambientais, destaca-se a formação de anéis falsos ou alterações na densidade da madeira. Verificou-se que há grande probabilidade de haver formação de mais do que um anel por ano. Assim, a associação de um período anual ao anel que se observa no final da estação, deverá ser feita com precaução, facto que compromete a utilização de raminhos para estudos dendrocronológicos.

Melhorias do método de amostragem que permitam minimizar a variabilidade entre amostras revelam-se portanto necessárias. Assim, o método de selecção de raminhos deverá favorecer a homogeneidade das amostras, através da selecção de raminhos submetidos a situações similares (luz ou sombra, na parte mais interior ou mais exterior da copa, à mesma altura, etc.); a amostragem deverá ser feita com maior periodicidade (quinzenalmente, p.ex) e aumentando o número de amostras por espécie, de forma a cobrir com maior pormenor a xilogénese a uma escala intra-anual e a aumentar o nível de certeza dos resultados; e deverá ter-se em linha de conta os eventos fenológicos, cruzando essa informação com as observações do câmbio e do xilema formado. A selecção das espécies a estudar deverá recair sobre as que formam anéis bem definidos e de carácter anual. De entre as espécies analisadas, a *A. alba*, nas resinosas, e a *A. pseudoplatanus*, nas folhosas, apresentaram a melhor definição de anéis. A *F. angustifolia*, apresentando igualmente anéis nítidos,

tem a particularidade de muitos serem descontínuos ao longo do perímetro cambial. A *Q. suber*, embora demonstre coerência entre amostras no que diz respeito ao desenvolvimento do anel, tem limites de anéis por vezes pouco definidos.

O método de amostragem e de análise utilizado demonstrou, no entanto, ser eficaz quando o objectivo é a observação e análise da zona cambial. Apesar de o decorrer do processo de desenvolvimento do xilema secundário ser variável entre raminhos, o período de actividade cambial parece, com pequenas variações, coincidir, sendo que todas as espécies se encontram em Abril em plena actividade cambial, algumas iniciando em Março. A caracterização da anatomia da madeira, sem ter objectivos de análise da evolução do seu desenvolvimento, demonstrou-se igualmente viável por este meio. Verificaram-se, contudo, diferenças na estrutura do xilema, nomeadamente ao nível da porosidade, face às descrições encontradas na bibliografia relativas ao tronco, pelo que a informação não será generalizável à espécie.

Referências bibliográficas

Terra - Environmental Research Institute. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.]
<http://terra.dadeschools.net/Books/Biology/BiologyExploringLife04/0-13-115075-8/text/chapter20/concept20.4.html>.

Portal de São Francisco. [Online] [Citação: 31 de 10 de 2011.]
<http://www.portalsaofrancisco.com.br/alfa/meristema/meristema-3.php>.

ICT International. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.] <http://www.ictinternational.com.au/dr26.htm>.

Observatório Astronómico de Lisboa. [Online] [Citação: 10 de 09 de 2011.]
<http://www.oal.ul.pt/index.php?link=localizacao>.

Instituto Superior de Agronomia - Universidade Técnica de Lisboa. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.] <http://www.isa.utl.pt/home/node/1240>.

Nature Notes - The Mallorca Pages. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.] <http://www.nature-diary.co.uk/mallorca/leguminosae.htm>.

West Highland Flora. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.] <http://www.plant-identification.co.uk/skye/aceraceae/acer-pseudoplatanus.htm>.

Álbuns Web Picasa Plantas P-Z. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.]
<http://picasaweb.google.com/114893140495753895029/PLANTASpz>.

The Gymnosperm Database. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.]
http://www.conifers.org/pi/Abies_alba.php.

Global Invasive Species Database. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.]
<http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?fr=1&si=22>.

Greek Biodiversity: Community-Biotope. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.]
<http://greekbiodiversity-habitats.web.auth.gr/en/specie/150734/photo>.

Trees, Shrubs, and Woody Vines of North Carolina. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.]
<http://www.duke.edu/~cwcook/trees/poal.html>.

Coppermine Photo Gallery. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.]
<http://luirig.altervista.org/cpm/thumbnails2.php?search=Quercus+suber>.

Wikispecies - free species directory. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.]
http://species.wikimedia.org/wiki/Fraxinus_angustifolia_subsp._angustifolia.

Tudo sobre plantas. [Online] [Citação: 28 de 10 de 2011.] <http://www.tudosobreplantas.net/279-oliveira-olea-europaea/>.

Alcoforado, M. J.; A. Lopes; H. Andrade e J. Vasconcelos. 2005. *Orientações climáticas para o ordenamento em Lisboa*. s.l. : Centro de Estudos Geográficos da Universidade de Lisboa, 2005. p. Universidade de Lisboa.

Alves, E. S. e V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. Growth rings and vessels. *IAWA Journal*. 2000, Vol. 21, pp. 3-30.

Amobi, C. C. 1974. Periodicity of Wood Formation in Twigs of some Tropical Trees in Nigeria. *Annals of Botany*. 1974, Vol. 38, pp. 931-936.

Antonova, G. e V. Stasova. 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees*. 1993, Vol. 7, pp. 214-219.

Baas, P. e S. Carlquist. 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *IAWA Bulletin*. 1985, Vol. 6.

Baas, P. e F. H. Schweingruber. 1987. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. *IAWA Bulletin*. 1987, Vol. 8 (3), pp. 245-274.

Bao F. C.; X. M. Jiang; X. M. Jiang; X. X. Lu; X. Q. Luo e S. Y. Zhang. 2001. Differences in wood properties between juvenile wood and mature wood in 10 species grown in China. *Wood Science and Technology*. 2001. Vol. 35. pp. 363-375.

Baucker, E.; C. Bues e M. Vogel. 1998. Radial growth dynamics of spruce (*Picea abies*) measured by micro-cores. *IAWA Journal*. 1998, Vol. 19 (3), pp. 301-309.

Begum, S.; S. Nakaba; Y. Oribe; T. Kubo e R. Funada. 2010. Changes in the localization and levels of starch and lipids in cambium and phloem during cambial reactivation by artificial heating of main stems of *Cryptomeria japonica* trees. *Annals of Botany*. 2010, Vol. 106, pp. 885-895.

Bowyer, J. L.; R. Shmulsky e J. G. Haygreen. 2003. *Forest Products and Wood Science - An Introduction*. 4th. Iowa, USA : Iowa State Press, 2003. pp. 65-109.

Brauning, A. e I. Burchardt. 2006. Detection of growth dynamics in tree species of a tropical mountain rain forest in southern Equador. [autor do livro] Heinrich I. Gartner, H. Monbaron e M. Schleser. *TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology Vol. 4: Proceedings of the DENDROSYMPOSIUM 2005, April 21st – 23rd 2005, Fribourg, Switzerland*. 2006, Vol. 61, pp. 127-131.

Breitsprecher, A. e W. Hughes. 1975. A recording dendrometer for humid environments. *Biotropica*. 1975, Vol. 7 (2), pp. 90-99.

Brienen, R. J. W. e P. A. Zuidema. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. 2005, Vol. 146(1), pp. 1-12.

Campelo, F.; C. Nabais; H. Freitas e E. Gutiérrez. 2006. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Annals of Forest Science*. 2006, Vol. 64, pp. 229-238.

Carlquist, S. e D. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern californian flora. *IAWA Bulletin*. 1985, Vol. 6 (4), pp. 319-346.

Carvalho, A. 1997. *Madeiras Portuguesas Volume II*. Lisboa : Direcção Geral das Florestas, 1997. p. 411.

Cherubini, P.; B. Gartner; R. Tognetti; O. Braker; W. Schoch e J. Innes. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. *Biological Reviews*. 2003, Vol. 78, pp. 119-148.

Collins, M.; T. J. Osborn; S. F. B. Tett; K. R. Briffa e F. H. Schweingruber. 2002. A comparison of the variability of a climate model with paleotemperature estimates from a network of tree-ring densities. *Journal of Climate*. 2002, Vol. 15(13), pp. 1497-1515.

Davi, N. K.; G. C. Jacoby; A. E. Curtis e N. Baatarbileg. 2006. Extension of drought records for Central Asia using tree rings: West-Central Mongolia. *Journal of Climate*. 2006, Vol. 19(2), pp. 288-299.

De Micco, V. e G. Aronne. 2009. Seasonal dimorphism in wood anatomy of the Mediterranean *Cistus incanus* L. subsp. *incanus*. *Trees*. 2009, Vol. 23, pp. 981-989.

De Micco, V. e G. Aronne. 2008. Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees*. 2008, Vol. 22, pp. 643-655.

Denne, M. P.; C. J. Atkinson e R. S. Dodd. 1994. Quantification of trends in wood production within trees of silver birch (*Betula pendula* Roth). *Annals of Botany*. 1994, Vol. 73, pp. 655-664.

Deslauriers, A. 2003. *Dynamique de la croissance radiale et influence meteorologique quotidienne chez le sapin baumier {abies balsamea (l.) mill.) en foret boreale*. Universidade do Quebec. Quebec, Canada : s.n., 2003. Tese de Doutoramento.

Deslauriers, A. e H. Morin. 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees*. 2005, Vol. 19, pp. 402-408.

Deslauriers, A.; S. Rossi e T. Anfodillo. 2007. Dendrometer and intra-annual tree growth: what kind of information can be inferred? *Dendrochronologia*. 2007, Vol. 25, pp. 113-124.

DeSoto, L.; M. De la Cruz e P. Fonti. 2011. Intra-annual patterns of tracheid size in the Mediterranean tree *Juniperus thurifera* as an indicator of seasonal water stress. *Canadian Journal of Forest Research*. 2011, Vol. 41, pp. 1280-1294.

Dujesiefken, D.; A. Rhaesa; D. Eckstein e H. Stobbe. 1999. Tree wound reactions of differently treated boreholes. *Journal of arboriculture*. 1999, Vol. 25 (3), pp. 113-123.

Earle, C. J. 2011. The Gymnosperm Database. *The Gymnosperm Database*. [Online] 2011. <http://www.conifers.org/pi/>.

Eckstein, D. 2004. Change in past environments - secrets of the tree hydrosystem. *New Phytologist*. 2004, Vol. 163, pp. 1-4.

Esau, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. 2nd. New York : John Wiley & Sons, 1977.

Fabião, A. 1996. *Árvores e Florestas*. 2ª. Lisboa : EUROAGRO, 1996.

Fahn, A.; Y. Waisel e L. Benjamini. 1968. Cambial Activity in *Acacia raddiana* Savi. *Annals of Botany*. 1968, Vol. 32, pp. 677-686.

Fonti, P.; N. Solomonoff e I. García-González. 2007. Earlywood vessels of *Castanea sativa* record temperature before their formation. *New Phytologist*. 2007, Vol. 173, pp. 562-570.

Forster, T.; F. H. Schweingruber e B. Denneler. 2000. Increment puncher: A tool for extracting small cores of wood and bark from living trees. *IAWA Journal*. 2000, Vol. 21 (2), pp. 169-180.

Fraser, D. A. 1952. Initiation of cambial activity in some forest trees in Ontario. *Ecology*. 1952, Vol. 33, pp. 259-273.

Fritts, H.C. 1976. *Tree rings and climate*. London, New York, San Francisco : Academic Press, 1976.

Fuchs, M.; A. J. E. van Bel e K. Ehlers. 2010. Season-associated modifications in symplasmic organization of the cambium in *Populus nigra*. *Annals of Botany*. 2010, Vol. 105, pp. 375-387.

Funada, R.; T. Kubo e M. Fushitani. 1990. Early and latewood formation in *Pinus densiflora* trees with different amounts of crown. *IAWA Bulletin*. 1990, Vol. 11(3), pp. 281-288.

Gall, R.; W. Landolt; P. Schleppi; V. Michellod e J. B. Bucher. 2002. Water content and bark thickness of Norway spruce (*Picea abies*) stems: phloem water capacitance and xylem sap flow. *Tree Physiology*. 2002, Vol. 22, pp. 613-623.

García-González, I. e P. Fonti. 2006. Selecting earlywood vessels to maximize their environmental signal. *Tree Physiology*. 2006, Vol. 26, pp. 1289-1296.

Giantomasi, M.A.; F. Roig-Juñent; D. Patón-Domínguez e G. Massaccesi. 2011. Environmental modulation of the seasonal cambial activity in *Prosopis flexuosa* DC trees from the Monte woodlands of Argentina. *Journal of Arid Environments*. 2011, Vol. XXX, pp. 1-6.

Gilbert, S.G. 1940. Evolutionary Significance of Ring Porosity in Woody Angiosperms. *Botanical Gazette*. 1940, Vol. 102, pp. 105-120.

Graça, J. e H. Pereira. 2004. The periderm development in *Quercus suber*. *IAWA Journal*. 2004, Vol. 25 (3), pp. 325-335.

Gricar, J. e K. Cufar. 2008. Seasonal Dynamics of Phloem and Xylem Formation in Silver Fir and Norway Spruce as Affected by Drought. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2008, Vol. 55 (4), pp. 538-543.

Gricar, J. 2009. Significance of intra-annual studies of radial growth in trees. [autor do livro] R. Kaczka, et al. *TRACE- Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. Zakopane, Poland : Scientific Technical Report STR o9/03, 2009, Vol. 7, pp. 18-25.

Gricar, J. 2007. Wood formation in Norway spruce (*Picea abies*) studied by Pinning and Intact Tissue Sampling Method. *Wood Research*. 2007, Vol. 52(2), pp. 1-10.

Grissino-Mayer, H. D. 2003. A manual and tutorial for the proper use of an increment borer. *Tree-Ring Research*. 2003, Vol. 59 (2), pp. 63-79.

Grotta, A. T.; B. L. Gartner; S. R. Radosevich e M. Huso. Influence of red alder competition on cambial phenology and latewood formation in douglas-fir. *IAWA Journal*. 2005, Vol. 26 (3), pp. 309-324.

Gruber, A.; J. Zimmermann; G. Wieser e W. Oberhuber. 2009. Effects of climate variables on intra-annual stem radial increment in *Pinus cembra* (L.) along the alpine treeline ecotone. *Annals of Forest Science*. 2009, Vol. 66 (5).

Hacke, U. G.; J. S. Sperry; J. K. Wheeler e L. Castro. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*. 2006, Vol. 26, pp. 689-701.

Handa, I. T.; C. Korner e S. Hattenschwiler. 2006. Conifer stem growth at the altitudinal treeline in response to four years of CO₂ enrichment. *Global Change Biology*. 2006, Vol. 12, pp. 2417-2430.

Heinrich, I.; H. Gartner e M. Monbaron. 2007. Tension wood formed in *Fagus sylvatica* and *Alnus glutinosa* after simulated mass movement events. *IAWA Journal*. 2007, Vol. 28(1), pp. 39-48.

Heinrichs, D. K.; J.C. Tardif; e Y. Bergeron. 2007. Xylem production in six tree species growing on an island in the boreal forest region of western Quebec, Canada. *Can. J. Bot.* 2007, Vol. 85, pp. 518-525.

Helama, S.; S. Laaneslahti; A. Tietavainen; M. M. Fauria; I. T. Kukkonen; J. Holopainen; J. K. Nielsen e I. Valovirta. Late Holocene climatic variability reconstructed from incremental data from pines and pearl mussels - a multi-proxy comparison of air and subsurface temperatures. *Boreas*. 2010, Vol. 39(4), pp. 734-748.

Helama, S.; M. Vartiainen; T. Kolstrom; H. Peltola e J. Merilainen. 2008. X-ray microdensitometry applied to subfossil tree-rings: growth characteristics of ancient pines from the southern boreal forest zone in Finland at intraannual to centennial time-scales. *Vegetation History and Archaeobotany*. 2008, Vol. 17 (6), pp. 675-686.

Humphries, C.J. e J. R. Sutton. 2005. *Árvores de Portugal e Europa*. 2ª. Porto : FAPAS - Fundo para a Protecção dos Animais Selvagens, 2005.

IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group. 2011. Global Invasive Species Database. [Online] 2011. <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?fr=1&si=22>.

Kagawa, A., A. Sugimoto e T. C. Maximov. 2006. ¹³CO₂ pulse-labelling of photoassimilates reveals carbon allocation within and between tree rings. *Plant, Cell and Environment*. 2006, Vol. 29(8), pp. 1571-1584.

Krepkowsky, J.; A. Brauning; A. Gebrekirstos e S. Stroh. 2011. Cambial growth dynamics and climatic control of different tree life forms in tropical mountain forest in Ethiopia. *Trees*. 2011, Vol. 25, pp. 59-70.

Kress, A.; M. Saurer; R.T.W. Siegwolf; D. C. Frank; J. Esper e H. Bugmann. 2010. A 350 year drought reconstruction from Alpine tree ring stable isotopes. *Global Biogeochemical Cycles*. 2010, Vol. 24(2).

Kuroda, K. e Y. Kiyono. 1997. Seasonal rhythms of xylem growth measured by the wounding method and with a band-dendrometer: an instance of *Chamaecyparis obtusa*. *IAWA Journal*. 1997, Vol. 18(3), pp. 291-299.

Laflamme, G. 1978. Discoloured wood of aspen caused by increment boring. *European Journal of Forest Pathology*. 1978, Vol. 9 (1), pp. 15-18.

Leal, S. 2008. *Tree-ring growth trends in the Austrian Alps during the 20th century - Dendroclimatological approach to the study of the influence of recent climatic changes on tree growth*. University of Natural Resources and Applied Life Sciences. Vienna : s.n., 2008. PhD Dissertation.

Leal, S.; V. Sousa e H. Pereira. 2007. Radial variation of vessel size and distribution in cork oak wood (*Quercus suber* L.). 2007, Vol. 41(4), pp. 339-350.

Lentile, L. B.; F. W. Smith. e W. D. Shepperd. 2005. Patch structure, fire-scar formation, and tree regeneration in a large mixed-severity fire in the South Dakota Black Hills, USA. *Canadian Journal of Forest Research*. 2005, Vol. 35, pp. 2875-2885.

Liphschitz, N. e S. Lev-Yadun. 1986. Cambial activity of evergreen and seasonal dimorphics around the mediterranean. *IAWA Bulletin*. 1986, Vol. 7 (2), pp. 145-153.

Liphschitz, N.; S. Lev-Yadun; E. Rosen e Y. Waisel. 1984. The annual rhythm of activity of the lateral meristems (cambium and phellogen) in *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. *IAWA Bulletin*. 1984, Vol. 5 (4), pp. 263-274.

Lo Gullo, M. A. e S. Salleo. 1988. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist*. 1988, Vol. 108, pp. 267-276.

Lu, C. e S. T. Chiang. 1975. Seasonal activity of the cambium in the young branch of *Liquidambar formosana* hance. *Taiwania*. 1975, Vol. 20 (1), pp. 32-47.

Luis, M.; J. Gricar; K. Curfar e J. Raventós. 2007. Seasonal dynamics of wood formation in *Pinus halepensis* from dry and semi-arid ecosystems in Spain. *IAWA Journal*. 2007, Vol. 28 (4), pp. 389-404.

Lyndon, R.F. 1990. *Topics in plant physiology: Plant development - The cellular basis*. [ed.] M. Black e J. Chapman. London : Unwin Hyman Ltd, 1990. pp. 160-163. Vol. 3.

Makinen, H.; J. Seo; P. Nojd; U. Schmitt e R. Jalkanen. Seasonal dynamics of wood formation: a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. *European Journal of Forest Research*. 2008, Vol. 127, pp. 235-245.

Makinen, H.; P. Nojd e P. Saranpaa. 2003. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree physiology*. 2003, Vol. 23, pp. 959-968.

Marion, L.; J. Gricar e P. Oven. 2007. Wood formation in urban Norway maple trees studied by the micro-coring method. *Dendrochronologia*. 2007, Vol. 25, pp. 97-102.

Medina, J. M. B. 1973. *Os solos da Tapada da Ajuda sob utilização agrícola*. Engenharia Agronómica, Universidade Técnica de Lisboa - Instituto Superior de Agronomia. Lisboa : s.n., 1973. Relatório da Actividade do Aluno Estagiário do Curso de Engenheiro Agrónomo.

Muterthies, A. 2003. The potential timberline: determination with dendrochronological methods. [autor do livro] Schleser et al. *TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology, Vol. 1: Proceedings of the DENDROSYMPOSIUM 2002, April 11th -13th 2002*. Bonn / Jülich, Germany : s.n., 2003, pp. 94-100.

Nocetti, M. e Romagnoli, M. 2008. Seasonal cambial activity of spruce (*Picea abies* Karst) with indented rings in the Paneveggio forest (Trento, Italy). *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*. 2008, pp. 27-34.

Nojd, P.; H. M. Henttonen e H. Mäkinen. 2008. Increment cores from the Finnish National Forest Inventory as a source of information for studying intra-annual wood formation. *Dendrochronologia*. 2008, Vol. 26, pp. 133-140.

Parham, R.A. 1983. Trees and their production of wood. [autor do livro] M.J. Kocurek e C. Stevens. *Pulp and Paper Manufacture Volume 1 - Properties of fibrous raw materials and preparation for pulping*. 1983, pp. 10-21.

Payette, S.; A. Delwaide e M. Simard. 2010. Frost-ring chronologies as dendroclimatic proxies of boreal environments. *Geophysical Research Letters*. 2010, Vol. 37(2).

Plomion, C.; G. Leprévost e A. Stokes. 2001. Wood formation in trees. *Plant Physiology*. 2001, Vol. 127, pp. 1513-1523.

Preston, K. A.; W. K. Cornwell e J. L. DeNoyer. 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist*. 2006, Vol. 170, pp. 807-818.

Quilhó, T. M. G. 1998. *Variabilidade da Estrutura Anatômica da Casca da Eucalyptus globulus Labill*. Engenharia Florestal, Universidade Técnica de Lisboa - Instituto Superior de Agronomia. Lisboa : s.n., 1998. Tese de Doutorado.

Quilhó, T.; F. Lopes e H. Pereira. 2003. The effect of tree shelter on the stem anatomy of cork oak (*Quercus suber*) plants. *IAWA Journal*. 2003, Vol. 24 (4), pp. 385-395.

Rajpur, K.; K. S. Rao e U. G. Patil. 2005. Cambial Anatomy, Development and Structural Changes in the Wood of Teak (*Tectona grandis* L.f.) Associated with Insect Defoliation. *Journal of Sustainable Forestry*. 2005, Vol. 20, pp. 51-63.

Rao, K. S. e K. S. Rajput. 1999. Seasonal behaviour of vascular cambium in teak (*Tectona grandis*) growing in moist deciduous and dry deciduous forests. *IAWA Journal*. 1999, Vol. 20 (1), pp. 85-93.

Rao, K. S. e K. S. Rajput. 2001. Relationship between seasonal cambial activity, development of xylem and phenology in *Azadirachta indica* growing in different forests of Gujarat State. *Annals of Forest Science*. 2001, Vol. 58, pp. 691-698.

Redfern, D. B. e G. A. MacAskill. 2003. Susceptibility of Sitka spruce and grand fir trees to decay by *Heterobasidion annosum*. *For. Path.* 2003, Vol. 33, pp. 39-52.

Redfern, D. B., Gregory, S. C. e MacAskill, G. A. 1997. Inoculum Concentration and the Colonization of *Picea sitchensis* Stumps by Basidiospores of *Heterobasidion annosum*. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1997, Vol. 12, pp. 41-49.

Roig, F. A., Siegwolf, R. e Boninsegna, J. A. 2006. Stable oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) in *Austrocedrus chilensis* tree rings reflect climate variability in northwestern Patagonia, Argentina. *International Journal of Biometeorology*. 2006, Vol. 51(2), pp. 97-105.

Rossi, S.; T. Anfodillo e R. Menardi. 2006. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal*. 2006, Vol. 27, pp. 89-97.

Rossi, S.; A. Deslauriers; T. Anfodillo e M. Carrer. 2008. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist*. 2008, Vol. 177, pp. 199-208.

Ryan, K. C., D. L. Peterson e E. D. Reinhardt. 1988. Modeling long-term fire-caused mortality of Douglas-fir. *Forest Science*. 1988, Vol. 1, pp. 190-199.

Schmitt, U.; R. Jalkanen e D. Eckstein. 2004. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. *Silva Fennica*. 2004, Vol. 38 (2), pp. 167-178.

Schoch, W.; I. Heller; F. H. Schweingruber e F. Kienast. 2004. Wood Anatomy of central European species. *Microscopic Wood Anatomy*. [Online] 2004. www.woodanatomy.ch.

Schweingruber, F. H. 2007. *Wood Structure and Environment*. Birmensdorf : Springer-Verlag, 2007. p. 279.

Schweingruber, F. H.; A. Borner e E.-D. Schulze. 2006. *Atlas of Woody Plant Stems - Evolution, Structure, and Environmental Modifications*. Birmensdorf : Springer, 2006. p. 227.

Seo, J.-W.; D. Eckstein e U. Schmitt. 2007. The pinning method: From pinning to data preparation. *Dendrochronologia*. 2007, Vol. 25, pp. 79-86.

Sousa, V.; Leal, S. e T. Quilhó. 2009. Characterization of cork oak (*Quercus suber*) wood anatomy. *IAWA Journal*. 2009, Vol. 30 (2), pp. 149-161.

Stahle, D. W. 1999. Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA Journal*. 1999, Vol. 20, pp. 249-253.

Sundberg, B.; A. Ericsson; T. Nasholm e R. Greg. 1993. The relationship between crown size and ring width in *Pinus sylvestris* L. stems: dependence on indole3-acetic acid, carbohydrates and nitrogen in the cambial region. *Tree Physiology*. 1993, Vol. 12, pp. 347-362.

Tippett, J. T. e A. L. Shigo. 1981. Barrier zone formation: a mechanism of tree defense against vascular pathogens. *IAWA Bulletin*. 1981, Vol. 2 (4), pp. 163-168.

Tognetti, R.; A. Longobucco e A. Raschi. 1998. Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* co-occurring in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytologist*. 1998, Vol. 139, pp. 437-447.

van der Werf, G. W.; U. G. W. Sass-Klaassen e G. M. J. Mohren. 2007. The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia*. 2007, Vol. 25, pp. 103-112.

Vazquez-Cooz, I. e R. W. Meyer. 2006. Distribution of libriform fibers and presence of spiral thickenings in fifteen species of *Acer*. *IAWA Journal*. 2006, Vol. 27, pp. 173-182.

Villar-Salvador, P.; P. Castro-Díez; C. Pérez-Rantomé e G. Montserrat-Martí. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees*. 1997, Vol. 12, pp. 90-96.

Waisel, Y. e A. Fahn. 1965. The Effects of Environment on Wood Formation and Cambial Activity in *Robina pseudacacia* L. *New Phytologist*. 1965, Vol. 3, pp. 436-442.

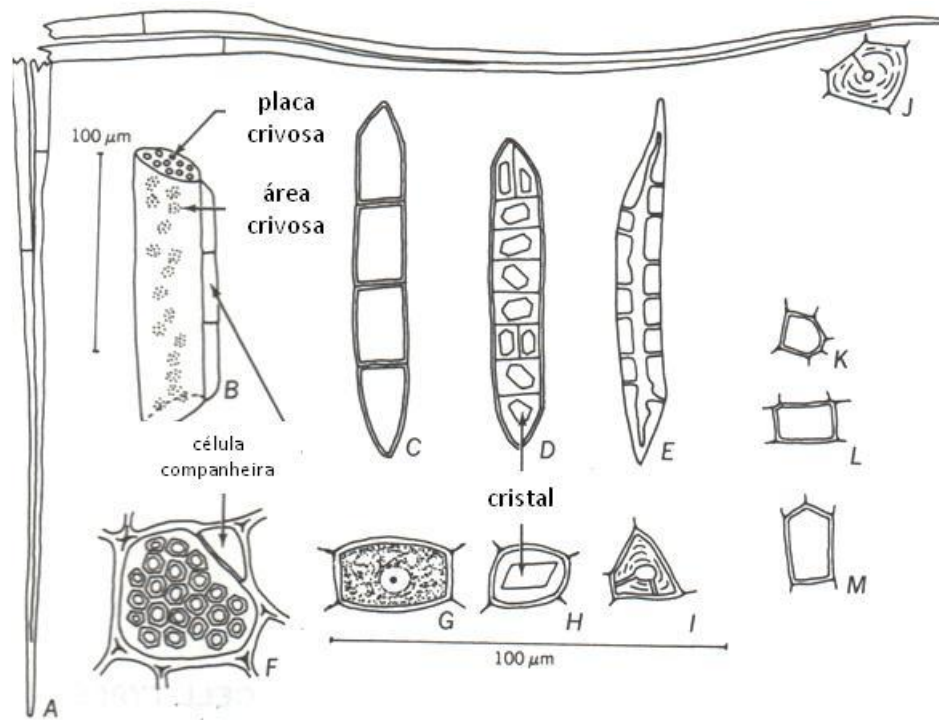
Wang, L.; S. Payette e Y. Begin. 2002. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 2002, Vol. 32(3), pp. 477-486.

Westing, A. H. 1965. Formation and function of compression wood in gymnosperms. *The Botanical Review*. 1965, Vol. 31(3), pp. 381-480.

Zweifel, R. e R. Hasler. 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology*. 2001, Vol. 21, pp. 561-569.

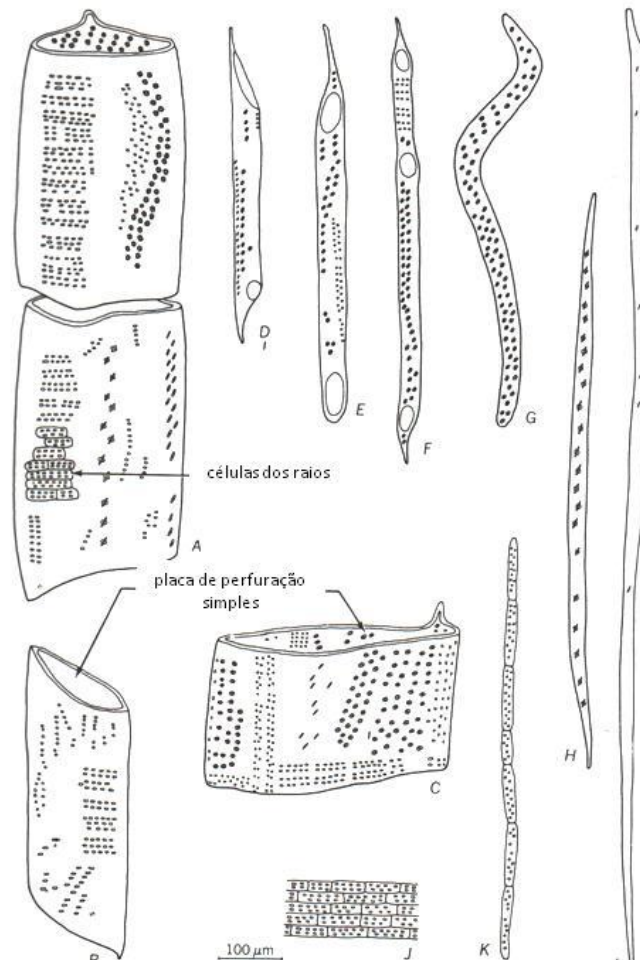
ANEXOS

Anexo I – Tipos de células do floema secundário de uma dicotiledónea



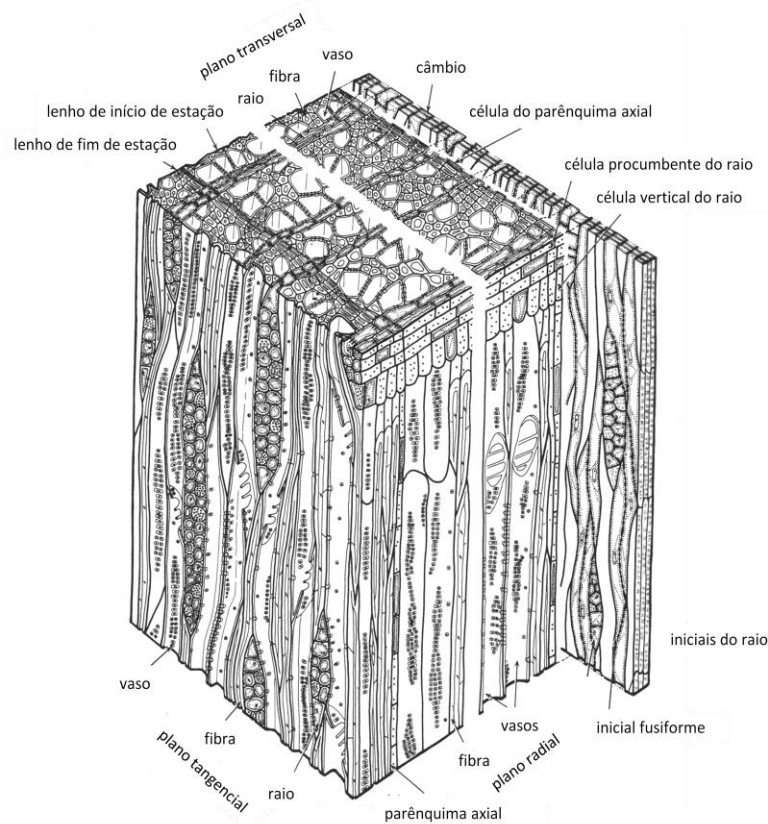
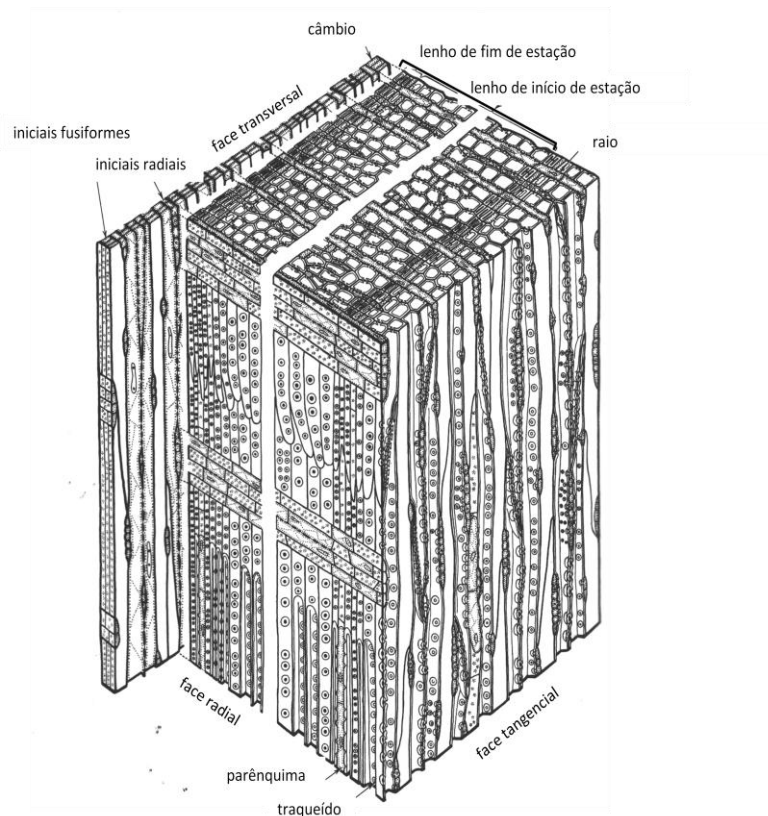
Tipos de células do floema secundário de uma dicotiledónea, *Robinia pseudoacacia*. A - E, secções longitudinais; F-J, secções transversais. A, J: Fibras; B: membro de tubo crivoso; F: placa crivosa; C, G: células do parênquima do floema (cadeia de células parenquimatosas em C); D, H: células do parênquima contendo cristais; E, I: esclerídeos; K, L, M: células dos raios em secção tangencial (K), radial (L) e transversal (M) do floema. Fonte: Esau, 1977

Anexo II – Tipos de células do xilema secundário



Tipos de células do xilema secundário, ilustrada por células dissociadas do gênero *Quercus*. A-C: elementos de vaso amplos; D-F: elementos de vaso estreitos; G: traqueídeo; H: fibrotraqueídeo; I: fibra liberiforme; J: célula parenquimatosa do raio; K: cadeia axial de células parenquimatosas. Fonte: Esau (1977)

Anexo III - Estrutura do xilema secundário das folhosas e das resinosas



Anexo IV - Descrição das espécies estudadas

Apresenta-se em seguida uma breve descrição de cada uma das espécies cujo crescimento foi analisado até ao final da estação de crescimento.

***Ceratonia siliqua* L.** (alfarrobeira) – arbusto ou árvore da família das Leguminosas (ordem Rosales) de pequeno porte, com folhas persistentes, compostas, paripinuladas, de folíolos verde-escuros-brilhantes, ovados, coriáceos e de margem inteira (Fig. 95). O fruto é uma vagem (fruto seco deiscente por duas fendas) com grandes dimensões. Espécie comum na bacia mediterrânica, ocorrendo espontânea ou cultivada no Centro e Sul de Portugal, sobretudo no Algarve. Prefere climas quentes, pouco selectiva quanto ao solo, não suportando terrenos muito compactos. Propaga-se por semente e rebenta bem de touça (Fabião, 1996).



Figura 95 – *Ceratonia siliqua* L. Fonte: <http://www.nature-diary.co.uk/mallorca/leguminosae.htm>. 28.10.2011



Figura 96 – *Acer pseudoplatanus* L. Fonte: <http://www.plant-identification.co.uk/skye/aceraceae/acer-pseudoplatanus.htm>. 28.10.2011

***Acer pseudoplatanus* L.** (bordo) – arbusto ou árvore de pequeno porte da família das Aceráceas (ordem Sapindales), só excepcionalmente ultrapassando os 10 a 12 m de altura (Fabião, 1996). Ritidoma cinzento, fissurado em placas irregulares que se descamam por vezes, expondo manchas levemente alaranjadas. Raminhos curtos e bastante sinuosos, verde-acinzentados com lenticulas mais claras (fig. 96) (Humphries, et al., 2005). Folha caduca, palmatilobadas pequenas, com 3 a 5 lobos de margem sinuada ou irregularmente serrada. O fruto é uma dissâmara com as asas completamente opostas. Espécie originária da Europa e Ásia Ocidental, ocorre localizadamente, espontânea ou cultivada, em várias regiões de Portugal. É intolerante ao ensombramento e embora pouco selectiva quanto ao solo, prefere solos calcários. Propaga-se por semente ou estaca e rebenta bem de touça e de raíz (Fabião, 1996). Floração: Abril (Humphries, et al., 2005).

***Pinus pinea* L.** (pinheiro manso) – árvore da família das Pináceas (ordem Coniferales), de porte modesto (20 a 25 m de altura), copa arredondada, casca castanho avermelhada, muito espessa e fendida, agulhas aos pares de cor verde viva, relativamente longas (10 a 15 cm), pinha globosa, semente grande (o pinhão) com a asa muito curta e caduca (Fig. 97) (Fabião, 1996). Raminhos glabros, verde-acinzentados, ficando castanhos (Humphries, et al., 2005). É uma espécie da bacia mediterrânica, com preferência por solos arenosos e soltos, calcífuga (Fabião, 1996).



Figura 97 – *Pinus pinea* L. Fonte: <http://picasaweb.google.com/114893140495753895029/PLANTASpz>. 28.10.2011

Abies alba Mill. (abeto branco) – árvore da família das Pináceas (ordem Coniferales), atinge 45-55 m de altura, com tronco encimado por uma copa piramidal que se torna achatada com a idade. Casca suave, cinzenta, com escamas e bolhas de resina. Ramos com ranhuras, castanho-pálidos ou cinzento-baços, com pubescência escura. Folhagem de sombra



Figura 98 – *Abies alba* Mill

Fonte:

<http://www.conifers.org/pi>
. 28.10.2011

disposta em duas filas, distribuindo-se horizontalmente; folhagem de sol disposta de forma mais ou menos erecta (Fig. 98). Superfície superior das agulhas escura, verde brilhante, agulhas sulcadas, normalmente sem estomas; superfície inferior glauca a verde esbranquiçada (Earle, 2011). Pinhas cilíndricas, castanho-claras na maturação, com uma bráctea pontiaguda saliente por baixo de cada escama. Deiscência do pólen em Abril. Forma florestas naturais nas regiões montanhosas do centro da Europa, do norte de Espanha até à Macedónia, e do sul de Itália e Córsega até ao Este da Polónia. Largamente plantada pela madeira em diversos locais e também como ornamental (Humphries, et al., 2005).



Figura 99 – *Schinus terebinthifolius* Raddi.

Fonte:

<http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?fr=1&si=22>
. 28.10.2011

Schinus terebinthifolius Raddi (aroeira-mansa) – arbusto ou pequena árvore perene da família das Anacardiáceas, ordem das Sapindales. Tem três a sete metros de altura, e cresce numa grande variedade de tipos de solos, preferindo ambiente de sol parcial. É uma espécie pioneira de locais em que houve alguma perturbação, dispersando-se também em locais não perturbados. É nativa da Argentina, Paraguai e Brasil, mas hoje distribui-se em zonas subtropicais, entre as latitudes 15° e 30°, a Norte e a Sul, em vários países. Tem folhas compostas, dispostas alternadamente nos ramos

(Fig. 99). Cada folha é constituída por 4 a 6 folíolos, por vezes mais, arredondados e muitas vezes dentados, arranjados em pares, ao longo do eixo, estreitamente alado, com um único folíolo terminal. A floração é seguida da produção de drupas esféricas carnudas, vermelho-brilhantes, com 5 a 6 mm de diâmetro, contendo uma única semente (IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group, 2011). Espécie plantada como ornamental, tendo-se naturalizado localmente (Humphries, et al., 2005).

Cupressus sempervirens L. (cipreste) – árvore da família das Cupressáceas (ordem Coniferales) de porte mediano (até 30 m de altura) com ramos fastigiados e copa fusiforme, tronco envolvido por casca castanho-acinzentada, folhas escamiformes e de cor verde-acinzentada, gálbulas grandes, castanho-amareladas na maturação, com escamas deprimidas no centro e providas de um mucrão curto (Fabião, 1996).



Figura 100 – *Cupressus sempervirens* L.

Fonte: <http://greekbiodiversityhabitats.web.auth.gr/en/specie/150734/photo>. 28.10.2011

Raminhos novos mais ou menos tetragonais, com inserção irregular no raminho principal, com os

ápices encurvados para cima (Fig. 100) (Humphries, et al., 2005). Espécie originária da região mediterrânica e da Ásia Menor, cultivada em Portugal como ornamental. Medianamente tolerante ao ensombramento, suporta bem os climas secos mas é sensível às baixas temperaturas. Espécie muito plástica quanto ao solo e de crescimento lento (Fabião, 1996).

***Populus alba* L.** (choupo branco) – árvore da família das Salicáceas (ordem Salicales) de floração dióica e folha caduca, com o tronco robusto, envolvido por uma casca fendida na base, frequentemente lisa e cinzenta na parte superior, com numerosos rebentos em redor da base. Ritidoma liso em árvores imaturas e ramos jovens, branco ou verde-acinzentado, tornando-se mais fendido e escuro com a idade (Fabião, 1996; Humphries, et al., 2005). Folhas alternas, de forma ovada a



Figura 101 – *Populus alba* L.

Fonte:

<http://www.duke.edu/~cwcoo k/trees/poal.html>. 28.10.2011

triangular, com o pecíolo comprido e frequentemente achatado lateralmente (Fig. 101). Ramos horizontais ou ligeiramente pendentes, retorcidos. Floração: Março - Abril (Humphries, et al., 2005). Espécie espontânea em Portugal, intolerante ao ensombramento, com raízes superficiais longas e facilidade de emissão de rebentões, prefere geralmente solos húmidos. A propagação é feita geralmente por estaca (Fabião, 1996).



Figura 102 – *Quercus suber* L.

Fonte:

<http://luirig.altervista.org/cpm/t humbnails2.php?search=Quercus +suber>. 28.10.2011

***Quercus suber* L.** (sobreiro) – árvore da família das Fagáceas (ordem Fagales), de folha persistente e porte geralmente modesto (até cerca de 20 m), com o tronco revestido por um ritidoma espesso e suberoso, folhas ovadas, de margem inteira e ou pouco recortada, verde escuras e brilhantes na página superior e acinzentadas na inferior, em regra com indumento. O fruto é uma glande ovóide-oblonga, com pedúnculo curto (Fig. 102). Espécie do sul da Europa e do norte de África, espontânea ou cultivada em todo o país, sobretudo no Alentejo litoral. É muito

intolerante ao ensombramento, prefere os climas suaves e luminosos com humidade atmosférica elevada. Embora pouco exigente quanto ao solo, não suporta solos calcários nem muito compactados (Fabião, 1996).

***Fraxinus angustifolia* Vahl** (freixo) – árvore da família das Oleáceas (ordem Contortae), de folha caduca e porte mediano, com o tronco envolvido por ritidoma escuro e rugoso. (Fabião, 1996). Ramos pouco numerosos e ascendentes. Raminhos curtos, pendentes e glabros (Humphries, et al., 2005). Folhas compostas imparipinuladas com folíolos aproximadamente lanceolados, de margem ligeiramente serrada e ráquis e pecíolos glabros (Fig. 103). O fruto é uma sâmara de



Figura 103 – *Fraxinus angustifolia* Vahl

Fonte:

http://species.wikimedia.org/wiki/ Fraxinus_angustifolia_subsp.angu stifolia. 28.10.2011

forma elíptica. Espécie oriunda da bacia mediterrânica que ocorre espontaneamente em Portugal, nas margens dos rios e em geral em locais frescos. A propagação é possível tanto por semente como por estaca (Fabião, 1996). Floração em Maio (Humphries, et al., 2005).



Figura 104 – *Olea europaea* L.

Fonte:

<http://www.tudosobreplantas.net/279-oliveira-olea-europaea/>.

28.10.2011

Olea europaea L. (oliveira) – Árvore da família das Oleáceas (ordem das Lamiales), até 15 m, de grande longevidade, com copa larga e tronco grosso, frequentemente muito curto e nodoso, por vezes dividindo-se em vários troncos ou com rebentos, e frequentemente com numerosas cavidades no tronco e ramos principais. Ritidoma finamente fissurado, cinzento ou prateado. Raminhos roliços ou tetragonais e cobertos por pequenas escamas prateadas (ver Fig. 104). Folhas opostas, perenes a semi-caducas, lanceoladas a obovadas, mucronadas, inteiras, coriáceas, glabras e verde-acinzentadas por cima, mais claras e densamente escamosas por baixo. Fruto, uma drupa succulenta. Frutificação de Setembro a Outubro. Cresce em bosques abertos e matos de zonas secas e rochosas da região mediterrânica, Portugal e Crimeia (Humphries, et al., 2005).

Anexo V – Tabela resumo das características das espécies estudadas

(s / n = sim / não; b / m = boa / má).

Espécies	Divisão / Classe / Ordem / Família	Comportamento foliar	Anéis		Lenho de reação (s/n)	Vasos		Anéis falsos (s/n)	Actividade cambial	
			Forma? (s/n)	Definição (b/m)		Tipo de porosidade	Vasos agrupados? (s/n)		Início	Cessaçã
<i>Abies alba</i>	Gymnospermae / Coniferae / Coniferales / Pinaceae	perenifólia	S / b		S	—		S	Março	Indefinida (observa-se formação de novo anel em Dezembro)
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Angiospermae / Dicotyledónea / Sapindales / Aceraceae	caducifólia	S / b		S	Difusa a semi-difusa. Vasos com diâmetro médio, relativamente às outras espécies, não muito numerosos	S (2-10, por vezes mais, sobretudo em grupos radiais. Presença de vasos isolados. Predominam os agrupamentos)	S	Março-Abril	Indefinida (formação de anéis tardios em Novembro)
<i>Ceratonia siliqua</i>	Angiospermae / Dicotyledónea / Rosales / Leguminosae	perenifólia	S / b (transição definida pela presença de vasos maiores no início da estação)		S	Em anel a semi-difusa. Vasos grandes, relativamente às outras espécies, e escassos, maior parte presente no início da estação	S (maioria dos agrupamentos em cachos de 2 a 3 vasos; presença de vasos isolados de contorno circular. Ambos parecem limitar a camada de crescimento.	N	Março-Abril	Agosto
<i>Cupressus sempervirens</i>	Gymnospermae / Coniferae / Coniferales / Cupressaceae	Perenifólia	S / m (definição de fronteira entre anéis dificultada pela presença abundante de lenho de compressão)		S	—		S	Março	Indefinida (zona cambial extensa em Dezembro, no final da estação e último mês de amostragem)

Espécies	Divisão / Classe / Ordem / Família	Comportamento foliar	Anéis		Lenho de reacção (s/n)	Vasos		Anéis falsos (s/n)	Actividade cambial	
			Forma? (s/n)	Definição (b/m)		Tipo de porosidade	Vasos agrupados? (s/n)		Início	Cessaçã
<i>Fraxinus angustifolia</i>	Angiospermae / Dicotiledónea / Contortae / Oleaceae	caducifólia	S / b		N	Em anel a semi-difusa. Vasos grandes no início da estação, quando em anel, facto menos evidente quando adquire a configuração de vasos semi-difusa	S (2 a 6 vasos em fiadas radiais; presença menos frequente de vasos isolados, por vezes dispostos tangencialmente formando uma linha quase contínua)	S (formação de anéis assimétrica ao longo do perímetro, o que parece atribuir-se à configuração do raminho mais do que a condições ambientais)	Março	Indefinida (observam-se sinais de actividade cambial em Dezembro, ultimo mês de amostragem)
<i>Olea europaea</i>	Angiospermae / Dicotiledónea / Lamiales / Oleaceae	perenifólias a semi-caducifólias	S / m (separação ténue entre anéis, mas visível. Por vezes difícil de discernir entre anéis)		N	Difusa (vasos não muito grandes, com tamanho constante ao longo de um anel)	S (2 a 10 vasos em fiadas radiais, presença de vasos isolados, os vasos apresentam diâmetro reduzido, quando comparado com as outras espécies)	S (início da actividade cambial muitas vezes assimétrica ao longo do perímetro. Por vezes formação de anéis falsos)	Março-Abril	Indefinida (observam-se sinais de actividade cambial em Dezembro, ultimo mês de amostragem)
<i>Pinus pinea</i>	Gimnospermae / Coniferae / Coniferales / Pinaceae	perenifólias	S / m (fronteiras ténues entre anéis; a presença frequente de lenho de reacção dificulta ainda mais a definição das fronteiras)		S	—		N (difícil de definir os anéis e logo igualmente difícil definir se são falsos ou não)	Março	Indefinida (sinais de de actividade no ultimo mês de amostragem – Dezembro)
<i>Populus alba</i>	Angiospermae / Dicotiledónea / Salicales / Salicaceae	caducifólia	S / m (fronteiras ténues entre anéis, mas por vezes menos)		S	Difusa	S (2 a 7 em grupos radiais; existência de aglomerados em cacho, de 3 a 7 vasos; vasos de	S (grande assimetria dos anéis, presença de variações de	Março	Indefinida

Espécies	Divisão / Classe / Ordem / Família	Comportamento foliar	Anéis		Lenho de reacção (s/n)	Vasos		Anéis falsos (s/n)	Actividade cambial	
			Forma? (s/n)	Definição (b/m)		Tipo de porosidade	Vasos agrupados? (s/n)		Início	Cessaçao
							diâmetro médio, quando comparado com as restantes espécies)	densidade intra-anuais)		
<i>Quercus suber</i>	Angiospermae / Dicotiledónea / Fagales / Fagaceae	perenifólia	S / b		N	Semi-difusa	N (Poros com diâmetro grande, relativamente às restantes espécies, pouco numerosos e isolados)	S (ocorre, embora não frequentemente)	Abril	Novembro (presença de lenho de fim de estação e aparente ausência de sinais de actividade na zona cambial)
<i>Schinus terebinthifolius</i>	Angiospermae / Dicotiledónea / Sapindales / Anacardiaceae	perenifólia	N / m (limite raramente visível)		S	Difusa	S (fiadas radiais de 2 a 9 células; cachos de 3 a 7 células; presença de vasos isolados embora haja predominância de grupos; vasos de diâmetro médio, relativamente às restantes espécies)	S (difícil distinção da fronteira do anel; mas presença de variações de densidade)	Março	Indefinida (observam-se sinais de actividade cambial em Dezembro, ultimo mês de amostragem)

